RECORDED IN ANTBASE

Tohmé, H. 1981

[30 January 1981]

PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ LIBANAISE

SECTION DES SCIENCES NATURELLES

XII

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE LA FOURMI ACANTHOLEPIS FRAUENFELDI, Mayr

(Hymenoptera, Formicoïdae, Formicinae)

PAR

HENRIETTE SABBAGH TOHMÉ

BEYROUTH 1981

Distribution: Librairie Orientale, B.P. 1986, Beyrouth, Liban

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE LA FOURMI ACANTHOLEPIS FRAUENFELDI, Mayr

*(Hymenoptera, Formicoïdae, Formicinae)**

* Ce mémoire constitue la partie principale d'une thèse de Doctorat ès-Sciences Naturelles soutenue le 22 novembre 1977, à Toulouse.

PUBLICATIONS DE L'UNIVERSITÉ LIBANAISE

SECTION DES SCIENCES NATURELLES

XII

ÉCOLOGIE ET BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE LA FOURMI ACANTHOLEPIS FRAUENFELDI, Mayr

*(Hymenoptera, Formicoïdae, Formicinae)**

PAR

HENRIETTE SABBAGH TOHMÉ

BEYROUTH 1981

Distribution: Librairie Orientale, B.P. 1986, Beyrouth, Liban

SUMMARY

This work is about the ecology, biology and ethology of a mediterranean ant, *Acantholepis frauenfeldi* which is widely spread in Lebanon. From an ecological point of view, we have studied:

The geographical repartition which is particularly influenced by the thermal factor, as well as by the hygrometrical and edaphical factors.

The thermal factor controls the repartition of this species in Lebanon, and limits its extension to an altitude which does not exceed 1500 m.

The micro-environment of the superior-rooms of the nest affected by the bareness of the soil and by the atmospherical humidity, limits the hatching of the eggs and the growth of larvae; but it is probably the humidity of the nest which affects, mostly, the life of our ants.

The structure of the nest varies with the different periods of the year, because the ants are characterized by limited nomadism movements; they do not dig out nests but rather use hollows they find while moving.

During winter when the brood is missing the colony is reduced to more or less important groups which emigrate to the surface.

Our study on the biology of *A. frauenfeldi* is about the foundation and the growth of the society.

The appearance of different casts and the influence of ecological factors of the environment have enabled us to determine the study of life cycle:

— The determinants of the diapause.

— The determinants of the royal control of the egg laying and on the formation of winged females.

The independant foundation of the society is a rule. But the possibility of the foundation by budding specially in polygeny society, or by adoption of a swarming female by a small workers-group, should be by intermittence during the months of June-July. The winged females appear only between May and July.

During the first and second year of the foundation and as long as the number of workers have not exceeded the number of nearly 1000, the society is only a compound of workers.

At the end of November, usually the brood disappears and the workers gather in one, two or three cohesive groups and enter in diapause.

The hibernation is characterized by the lack of sleeping brood. At the end of February the egg laying starts again and the workers progressively break their diapause.

In the workers group where there is no queen the egg laying starts in the spring and give males by parthenogenetic evolution.

The workers are the reproducer in the absence of the queen: it is a phenomenon of social regulation.

We can say that in a society with a limited effective living within a closed area and where the isolation of workers is impossible, the queen does an inhibiting control:

— on the egg — laying by workers.

— on the appearance of winged females.

This inhibition is the result of group effect according to the definition given by GRASSÉ.

INTRODUCTION

La Fourmi *Acantholepis frauenfeldi* au sens large du mot est répandue dans différents endroits du bassin méditerranéen, et dans des régions avoisinantes. Elle a attiré notre attention, dès que nous nous sommes intéressée à l'étude des fourmis du Liban; on la rencontre un peu partout au Liban. Bien qu'elle soit de petite taille, elle ne passe jamais inaperçue; elle frappe par son activité débordante et son agilité.

Mise à part sa présence sur la côte dalmate et dans quelques îles méditerranéennes, elle n'est pas connue en Europe. Les races nord-africaines de cette espèce ont été partiellement étudiées par BERNARD (1951 a et b, 1958, 1961, 1964, 1965), par DÉLYE (1960 et 1968), et par CAGNIANT (1973).

Dès nos premières observations sur le terrain, nous avons été intéressée par l'écologie et la biologie de cette fourmi qui disparaissait à certains moments de l'année pour réapparaître aux mêmes endroits à une autre période. De même les colonnes de récolte, qui se formaient sur certains arbres fruitiers envahis par des cochenilles, n'ont pas manqué d'attirer notre attention et d'éveiller encore plus notre curiosité. Pour cela, nous avons pensé qu'il serait très utile d'entamer l'étude de cette fourmi peu connue. Il serait souhaitable de comparer la biologie d'*A. frauenfeldi* au Liban avec la même espèce vivant ailleurs autour de la Méditerranée.

Plusieurs races et sous-espèces appartenant à *A. frauenfeldi* ont été signalées par TOHMÉ (1969 a) au Liban. Nous citons: *A. frauenfeldi typique, A. f. caucasica, A. syriaca, A. f. dolabella, A. f. bipartita.*

Notre travail a porté plus particulièrement sur *A. frauenfeldi*

typique parfois nous l'avons comparée lorsque nous l'avons jugé nécessaire, avec les autres sous-espèces et variétés.

MAYR étudia cette fourmi pour la première fois en 1861. Les descriptions qui ont été reprises par différents auteurs, tel que ANDRÉ (1881 et 1882), EMERY (1912), FOREL (1913), SANTSCHI (1917), nous semblent sommaires et fragmentaires, car elles se basent parfois sur des caractères peu sûrs comme la couleur et la texture. Une étude descriptive et biométrique des œufs, des différents stades larvaires et du stade nymphal est donnée pour permettre leur identification.

Une description morphologique et une étude biométrique des différentes castes d'*A. frauenfeldi* typique a déjà été faite (H. et G. TOHMÉ 1975) à l'instar du travail similaire réalisé par CAGNIANT et LEDOUX (1974) sur *Aphaenogaster senilis*.

PREMIÈRE PARTIE

ÉCOLOGIE

PREMIER CHAPITRE

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

1. Dans le Monde

André (1881) signale sa présence en Italie, Iles Baléares, Sicile, Dalmatie, Grèce, Syrie, Turkestan, Perse, Aden, Algérie.

Santschi (1917) la trouve «très répandue dans la province méditerranéenne mais débordant aussi sur les régions orientale et éthiopienne», il la signale aussi en Crête.

Donisthorpe (1950) la trouve sur la côte turque, depuis Istamboul jusqu'au littoral méditerranéen.

Bernard (1951) indique sa présence depuis l'Asie jusqu'au Sénégal, en passant par la Tunisie, l'Algérie et le Maghreb.

Bernard et Cagniant (1962) qui l'étudient au Hoggar disent qu'elle est «très commune dans le sud méditerranéen et atteint vers le nord Majorque et les Balkans».

Collingwood (1967) la trouve en Afghanistan dans deux localités, à l'Ouest et à l'Est entre 1000 et 2000 m. En 1963 il la signale en Sicile et en Grèce à Corinthe.

Weber (1952) la trouve à Baghdad puis Stary (1969) mentionne sa présence en Iraq.

Menozzi (1933) la cite en Palestine et en Syrie.

Délye, (1960), la classe parmi les espèces sahariennes à Beni-Abbès.

Baroni Urbani (1968) signale *A. frauenfeldi s. sp. integra var. velox,* Santschi, à Malte; pour cet auteur l'espèce *A. frauenfeldi* et ses différentes variétés se rencontrent en Dalmatie, aux Iles Ioniennes, en Italie méridionale et en Crête pour l'Europe. Il cite également d'autres régions tel que la Syrie, le Liban, la Palestine,

l'Afrique du nord, l'Asie mineure, l'Inde et le Caucase. Il cite également le travail de KUZNETZOV-UGAMSKY (1929) sur les *Acantholepis* du Turkestan.

PISARSKI (1967) signale la présence de deux expèces d'*Acantholepis : A. sericea* Forel et *A. kabylica* Pisarski en Afghanistan.

La répartition géographique du genre *Acantholepis* ne diffère pas beaucoup de celle de l'espèce *frauenfeldi*. Ce genre se rencontre *grosso modo* depuis le Maroc jusqu'en Inde et depuis l'Italie méridionale et le Caucase jusqu'au Sahara et le Moyen Orient.

2. AU LIBAN

Au Liban où nous l'avons cherchée dans 188 stations d'observation, l'espèce *A. frauenfeldi* a été trouvée dans 53. Les stations d'observation couvrent l'ensemble du pays, depuis la côte jusqu'en haute montagne. Nous avons divisé le territoire de la République libanaise en quatre régions. Ceci nous facilita l'étude de la répartition de cette espèce dont les résultats se ramènent à ce qui suit:

a) Sur le littoral et jusqu'à la cote de 100 m, cette espèce est dépassée par les *Messor* du groupe *semirufus* André qui sont plus constants. Elle se trouve à peu près dans les mêmes proportions que *Tapinoma simrothi phœnicium* Em., *Cataglyphis bicolor druza* Santschi et *Leptothorax (Tem.) recedens* Nyl.

La relative abondance d'*A. frauenfeldi* par rapport à d'autres espèces est évaluée d'après le nombre de fois où cette fourmi est rencontrée dans l'ensemble des stations d'observation d'une région déterminée.

b) Au Mont Liban entre les côtes 100 et 1500 m, elle se place avant toutes les autres fourmis suivie par les *Messor* du groupe *semirufus* et par *Plagiolepis maura var. ancyrencis* Santschi. Nous ne l'avons pas trouvée aux altitudes dépassant les 1500 m.

c) Dans la plaine intérieure de la Békaa entre 800 et 1100 m *A. frauenfeldi* vient au cinquième rang après *M. semirufus; T. s. phœnicium, C.b. druza,* et *C. albicans viaticoïdes* André.

d) Dans les collines du Liban-Sud formant le Jebel Amel,

entre 100 et 650 m elle est abondante un peu partout, mais moins constante que *Tapinoma s. phœnicium* et *Cataglyphis b. druza.*

Situation particulière de A. frauenfeldi dans certaines localités.

A la frontière nord du Liban dans la plaine fertile de Boukaïa (au sud de Nahr el Kébir), au sol noir alluvionnaire formé de sable et de limon, les nids d'*A. frauenfeldi* forment 7% de l'ensemble des nids observés.

A Bikfaya 900 m d'altitude au centre du Mont Liban, le sol est marno-argileux. En bordure des chênaies, ces fourmis constituent 19% des fourmilières dénombrées.

A Byblos et dans la zone côtière avoisinante, au terrain blanc marneux, *A. frauenfeldi bipartita* constitue 33% des nids.

A Moukhtara 850 m dans le Chouf *A. frauenfeldi var. bipartita* et *var. caucasica* forment 20% de l'ensemble des nids prospectés.

Sur le versant Est de la Chaîne Occidentale et plus particulièrement sur la route de Deir-el-Ahmar, 1200 m d'altitude, le sol est rouge discontinu passant à colluvions, les pentes sont du calcaire cénomanien, la végétation est surtout de chênes verts et de génévriers: 35% des nids visités appartiennent à l'espèce *A. frauenfeldi.*

Dans d'autres localités nous avons trouvé les pourcentages suivants:

— Au pied de Sanine (1500m) 10%, le sol est formé de marne, de calcaire et de grès siliceux.
— A Almat (950 m) sur un sol de marne et de calcaire il y a 10%.
— A Jounieh, à quelques mètres de la mer, sur un terrain alluvionnaire à culture maraîchère, nous avons 29%.
— Nous l'avons également rencontrée dans l'îlot inhabité ou Ile du Palmier à 6 m d'altitude et à 6 milles marins de la côte tripolitaine, son pourcentage est 26%.

Sur une carte du Liban (Fig. 1) nous avons situé les 53 stations où *A. frauenfeldi* est observée. Nous remarquons que les zones ne contenant pas cette fourmi sont celles de hautes montagnes, des Cèdres et de Sannine et de l'Anti-Liban.

Un tableau énumère les 53 stations où cette espèce a été observée et donne l'altitude de chaque localité.

L'espèce *A. frauenfeldi* se trouve donc au Liban depuis la côte jusqu'à 1500 m d'altitude; et depuis le nord jusqu'au sud. Seule l'altitude dépassant 1500 m semble arrêter son extension et ceci est sans doute dû à la longue période de froid qui dépasse certaines années 80 jours et où la température oscille autour de 0°C. Cette longue période de froid, semble empêcher le cycle biologique de cet insecte d'évoluer en temps voulu.

LISTE ET ALTITUDE DES RÉGIONS OÙ L'ON A TROUVÉ A. FRAUENFELDI AU LIBAN

1.	Abdé: Côte	27.	Jourat Quatine 610 m
2.	Aïn-el-Delb 140 m	28.	Kanat Bakiche 1200 m
3.	Aïn-el-Jaouze 1020 m	29.	Louci 630 m
4.	Aintoura 230 m	30.	Marjeyoun 750 m
5.	Almat 1000 m	31.	Mdairej 1390 m
6.	Amik-Chouf 530 m	32.	Moukhtara 850 m
7.	Baalbeck 1170 m	33.	Mechref 320 m
8.	Beino 520 m	34.	Nabatieh 400 m
9.	Beit-Mery 740 m	35.	Nahr el Kébir côte
10.	Beyrouth côte	36.	Niha 1350 m
11.	Bikfaya 910 m	37.	Qâa 1050 m
12.	Choueifat 45 m à 100 m	38.	Quamouah 1290 m
13.	Dahr-el Beidar 1150 m	39.	Quartaba 1170 m
14.	Deir-el Ahmar 1510 m	40.	Ras el Aïn côte
15.	Deir-el Mzeira'a 950 m	41.	Rayak 930 m
16.	Deir-el Nouryeh 175 m	42.	Sanine 1500 m
17.	Fanar 250 m	43.	Sarafand côte
18.	Fnaïdeq 1150 m	44.	Sultane Yaacoub 1400 m
19.	Halba 1380 m	45.	Souk el Garb 760 m
20.	Hasroun 880 m	46.	Tel el Amara 910 m
21.	Hrar 120 m	47.	Thoum 120 m
22.	Henyeh 115 m	48.	Tibnine 670 m
23.	Ibles-Saqui 760 m	49.	Yahchouche 670 m
24.	Iles du Palmier côte	50.	Yammouneh 1370 m
25.	Jezzine 950 m	51.	Younine 1215 m
26.	Jounieh côte		

Fig. 1: Carte du Liban montrant les différentes stations où l'on a trouvé *A. frauenfeldi*.

DEUXIÈME CHAPITRE

LE MACROCLIMAT ET LA NATURE DU SOL DU BIOTOPE ÉTUDIÉ

Parmi les stations libanaises où *Acantholepis frauenfeldi* domine, nous avons choisi, pour effectuer nos observations régulières sur le terrain, la station de Hadath-Beyrouth et plus particulièrement les jardins, oliveraies et terrains vagues entourant la Faculté des Sciences. Ce choix se justifie par la richesse de ce biotope en fourmis et par la proximité de la Station Météorologique Centrale de Khaldé d'où nous pouvons obtenir les données climatologiques les plus complètes et les plus exactes. Parfois, et à titre comparatif, nous avons effectué des observations complémentaires dans 2 autres stations géographiquement représentatives et riches en *A. frauenfeldi ;*

— l'une à Moukhtara (850 m d'altitude) au Mont-Liban.
— l'autre à Rayak (altitude 930 m) dans la plaine centrale de la Békaa.

Comme les données hygrométriques et thermiques précises manquent pour la station de Moukhtara nous avons retenu par extrapolation, les valeurs climatologiques de Beiteddine (900 m d'altitude) située à 12 km de Moukhtara et dont les valeurs des moyennes sont vraisemblablement proches.

Les fourmis étant influencées par la pluviométrie, l'humidité de l'air, la température de l'air et du sol ainsi que par la nature de celui-ci, nous allons exposer dans ce qui va suivre les données qui intéressent notre étude.

1. Les précipitations

La pluie agit sur l'activité des fourmis en gênant leurs déplacements et en mouillant la piste qu'elles empruntent (Soulié

1955 et 1962). Elle a une action indirecte sur leur cycle biologique en faisant abaisser la température.

Les mois pluvieux au Liban sont novembre, décembre, janvier, février et mars. En avril, mai et octobre la pluie est rare, et en juin, juillet, août et septembre il ne pleut pratiquement pas. Ainsi le total annuel des jours de pluie est entre 60 et 85 jours selon les régions.

Précipitations (Table 1)

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*année*	*durée*
Khaldé	183	111	102	44	18	0,7	0,6	0,6	5	36	95	145	741	18 ans
Moukhtara	280	202	175	79	26	1	0	0	2	43	121	202	1130	31 ans
Rayak	157	129	78	34	15	1	0,5	0,5	1	18	63	118	615	36 ans

Nombre de jours de pluie

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*année*
Khaldé	15	12	10	6	2	0	0	0	1	4	9	13	74
Moukhtara	13	11	11	5	2	0	0	0	0	4	7	11	64
Rayak	13	12	9	6	3	0	0	0	0	3	7	11	65

TABLE 1: En haut la pluviométrie; en bas le nombre de jours de pluie dans 3 stations libanaises au cours des différents mois de l'année.

2. L'HUMIDITÉ ATMOSPHÉRIQUE

L'humidité atmosphérique est un facteur important à connaître lorsque les pluies se font rares et que le sol devient sec. Le microclimat des chambres et des galeries superficielles du nid est fortement influencé par celle-ci. Rappelons ici que HERTZER (1930), voulant expliquer la propagation d'*Iridomyrmex humilis* en Europe méditerranéenne dit que c'est l'humidité de l'air et non la gelée qui est le facteur limitatif de la propagation de cette fourmi car elle influence l'éclosion des œufs et le développement des larves de celle-ci.

Malgré le manque de pluie durant 5 à 6 mois, le Liban, grâce au voisinage de la Méditerranée, a une humidité relative assez élevée et surtout plus ou moins constante, comme nous pouvons le voir dans le tableau suivant: (Table 2).

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*année*	*durée*
Khaldé	67	64	64	67	69	71	73	73	66	66	64	66	68	8 ans
Moukhtara	68	78	64	63	60	62	68	66	70	69	65	78	67	6 ans
Rayak	79	78	70	62	58	50	46	47	53	55	66	78	62	20 ans

TABLE 2: Humidité atmosphérique dans 3 stations libanaises au cours des différents mois de l'année.

Nous constatons qu'un maximum sur la Côte se situe aux mois où il pleut le moins; c'est à dire en juillet, août. Le minimum est observé en novembre, février et mars.

Par contre sur le flanc ouest du Mont-Liban, aussi bien que dans la plaine interne de la Békaa, l'humidité maximale se situe aux mois d'hiver: en décembre et février à Moukhtara et en décembre, janvier et février à Rayak; tandis que le minimum hygrométrique est en mai-juin à Moukhtara et en juin-juillet-août à Rayak.

Nous verrons que le maintien d'une humidité plus ou moins importante durant l'année et durant les différentes heures de la journée répond aux besoins hygrométriques d'*Acantholepis frauenfeldi*.

3. LA TEMPÉRATURE DE L'AIR SOUS ABRI (Table 3).

Les relevés de température dans les trois localités citées se présentent ainsi:

a) A Khaldé:

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*année*	*durée*
Température moyenne	13,6	13,9	15,3	17,9	21,1	24,1	26,0	26,7	25,5	22,8	19,1	15,6	20,13	32 ans
Moyenne des maxima	17,5	17,9	19,6	22,1	24,9	27,4	29,2	30,2	29,0	27,1	23,2	19,7		
Moyenne des minima	10,4	10,3	11,5	13,9	16,8	20,1	22,4	23,5	21,9	18,9	15,1	12,0		

b) A Moukhtara:

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*année*	*durée*
Température moyenne	10,5	10,6	12,9	15,9	19,8	23,1	24,9	25,3	22,8	20,1	16,1	12,0	17,8	11 ans
Moyenne des maxima	13,5	13,8	16,1	19,5	23,8	27,5	29,6	30,1	27,3	24,3	20,0	15,3		
Moyenne des minima	8,1	9,1	9,9	12,2	15,6	18,7	21,3	20,9	18,9	16,8	13,5	10,6		

c) A Rayak:

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*	*année*	*durée*
Température moyenne	5,1	6,2	8,8	12,9	17,5	21,5	24,0	24,4	21,6	17,4	12,0	6,8	14,7	33 ans
Moyenne des maxima	10,2	11,5	15,1	20.0	25,3	29,7	32,4	33,1	30,2	25,9	19,6	13,0		
Moyenne des minima	0,4	1,2	2,6	5,4	8,4	11,2	13,4	14,1	12,0	9,2	5,6	2,1		

TABLE 3: les températures moyennes de l'air, la moyenne des maxima et la moyenne des minima, aux différents mois de l'année dans 3 stations libanaises.

Les limites des températures sur la Côte se situent entre la moyenne des minima 10,3°C et la moyenne des maxima 30,2°C. Cette marge de température est favorable à une bonne évolution biologique de nos fourmis.

De même une température supérieure à 20°C est nécessaire à la ponte et à l'évolution biologique de la société d'*A. frauenfeldi*. Elle s'étale en montagne et dans la Békaa d'avril à octobre; donc durant 7 mois au cours desquels cette fourmi prolifère et se multiplie rapidement. Cette activité se ralentit pour s'annuler durant les cinq mois de froid. C'est alors que cette fourmi hiberne.

4. LA TEMPÉRATURE DU SOL

Le tableau qui suit intéresse la région de Khaldé sur la Côte; il est suffisamment représentatif pour nous donner une idée claire de

la température du sol où logent les *Acantholepis frauenfeldi,* et à différents niveaux. (Mesures faites à 8 heures du matin à l'aérodrome de Khaldé. Moyenne de 2 années consécutives).

	J	*F*	*M*	*A*	*M*	*J*	*J*	*A*	*S*	*O*	*N*	*D*
Moyenne de la température à la surface du sol	11,1	12,6	16	16,3	21	25,3	26,2	26,5	26,1	22,6	16,8	14,5
Profondeur du sol 5 cm	9,5	12	14	17,2	23,8	29,5	30	30,1	27,8	22,5	16	14
30 cm	11	12,5	15,8	19	24,2	30	31,8	32	29,5	25	17,5	14,5
50 cm	12,5	14	16,2	20	25,5	30,5	32	32,1	31	26,1	20,3	16,4

Cette donnée est des plus importantes car depuis les travaux de LEDOUX (1967) sur *Aphaenogaster senilis* on sait que la température interne du nid joue un rôle fondamental dans l'activité des ouvrières, aussi bien pour les variations journalières que pour les variations annuelles de la température.

5. L'HUMIDITÉ DU SOL

Grâce à un hygromètre portatif du type "Shaw moisture meters" ayant une sonde exploratrice, nous avons pu comparer l'humidité relative des différentes couches du sol en allant de la surface jusqu'à 50 cm de profondeur. Nous avons enterré cette sonde à côté des fourmilières observées, lorsque le sol était très sec en surface.

Les résultats obtenus ont montré que le sol était saturé en eau à 50 cm de profondeur.

Grâce à l'utilisation de petits hygromètres à cheveu, DÉLYE (1968) montra que «même à la fin de l'été l'air des petites cavités du sol est saturé en eau, entre 35 et 60 cm de profondeur dans les Dayas» au Sahara.

6. LA NATURE DU SOL

GÈZE (1956) a réalisé, pour le Ministère Libanais de l'agriculture, une étude de la pédologie du Liban. D'après cette

étude, les différentes stations libanaises où *A. frauenfeldi* a été rencontrée correspondent à des sols argileux.

Pour mieux vérifier cette constatation nous avons réalisé l'analyse granulométrique de plusieurs échantillons dans les trois principales stations de nos recherches. Les résultats des moyennes sont données dans le tableau N° 4.

	sable% grossier	*sable fin*	*limon*	*argile*	*matière organique*	*humidité*	*total*	$CaCO_3$%
Faculté Sciences	17,00	10,56	30,00	30,00	8,74	3,70	100	9,8
Moukhtara	9,92	9,09	26,6	42,4	9,82	2,17	100	58,93
Rayak	16,64	24,80	15,0	35,8	6,36	1,40	100	36,63

TABLE 4: *Analyse granulométrique:* terre séchée à 105°C et tamisée à 2mm (Méthode de sédimentation d'Atterberg).

Les différents échantillons sont pris à une profondeur allant de 10 à 40 cm. Pour les échantillons de la Faculté des Sciences nous avons trouvé une moyenne de 15,05 de sesquioxides.

L'interprétation des données de ce tableau montre que les nids d'*A. frauenfeldi* sont inféodés aux sols riches en argile; à cause probablement des propriétés adhésives que présentent les boulettes d'argile comme l'ont montré COLLINGWOOD et SATCHELL (1956) pour les sols habités par *Lasius flavus* à Lake District en Angleterre. De plus dans une étude sur les eaux d'irrigation dans différents sols libanais, des chercheurs de la Station de Recherche Agronomique de Tell-Amara (La Békaa) ont montré qu'après chaque irrigation abondante, le processus de drainage prend plusieurs jours, spécialement dans les sols argileux et lourds. Ceci montre une relation entre les sols argileux et la retention de l'eau. Nous verrons que l'eau est un facteur très important que recherchent nos fourmis dans le sol. La compacité de ce dernier est indispensable à l'établissement des terriers de nos insectes, comme il sera démontré dans les chapitres suivants.

A. frauenfeldi vit donc au Liban dans les sols argileux et compacts. Nous sommes par là en accord avec BERNARD (1964) qui

la signale dans les terrains argileux et avec DÉLYE (1968) pour qui son nid est en sol compact. De plus BERNARD et DÉLYE ont signalé à maintes reprises sa présence en terrains salés. Là où nous avons trouvé *A. frauenfeldi* au Liban le terrain n'est pas salé. Dans le désert syrien où les terrains salés abondent et où le sel atteint 18,72% cette fourmi est absente (H. TOHMÉ et G. TOHMÉ les fourmis de la Syrie, travail en préparation).

Conclusions :

Importance du microclimat, plus particulièrement l'humidité du sol.

Les données climatologiques d'un biotope déterminé permettent, *grosso modo,* de limiter les besoins généraux d'un être vivant. Ainsi, en plus du fait que le climat influence le microclimat et la répartition géographique générale des espèces, nous avons pour *A. frauenfeldi* une multitude d'exemples illustrant le cas particulier de cette fourmi. Citons les deux suivants:

— Les nouvelles fondations et les bouturages s'installent sous des sols nus, donc plus chauds. WAY (1953) avait constaté la même chose pour *Anoplolepis custodiens* mettant en relief le rôle du microclimat.

— Parmi les facteurs du microclimat qui semblent le plus influencer la vie de nos fourmis, l'humidité du sol paraît être le facteur le plus important.

TROISIÈME CHAPITRE

ÉTUDE DE LA STRUCTURE DU NID AU COURS DE L'ANNÉE

Ayant abordé, en été, l'étude du nid d'*Acantholepis frauenfeldi,* nous avons été étonnée par la structure différente que présente ce nid à une autre période de l'année. Ceci nous amène à considérer l'évolution de l'aspect de la fourmilière au cours de l'année en relation avec des facteurs externes climatiques et en fonction du cycle vital de la société.

Plusieurs auteurs ont remarqué d'ailleurs le changement de la physionomie du nid chez certaines fourmis et le manque d'une forme déterminée de celui-ci pour une même espèce:

HUBER (1810) attira l'attention sur la variété «des bâtiments» construits par les fourmis.

WHEELER (1910) signale la merveilleuse plasticité des fourmis dans leur comportement constructeur. Pour cet auteur, le plan de construction peut être modifié de différentes manières pour adapter chaque espèce au milieu dans lequel elle a élu domicile. «Une même société peut adopter différentes méthodes de construction à différentes périodes de son développement et de sa croissance».

BERNARD (1951 b) montre que dans les sols arides du Sahara, *A. frauenfeldi* présente «des terriers peu profonds en général et ramifiés». Il observe également que la nature du sol et sa pente favorisent cette Fourmi. Pour la même fourmi, le même auteur (1958) ajoute que près des côtes elle habite surtout les fentes verticales des rochers d'où l'eau peut s'écouler.

Pour BERNARD aussi (1961 et 1964), le nid d'*Acantholepis frauenfeldi,* n'est pas sec dans les terrains salés malgré la sécheresse du terrain. Il constate qu'après une pluie moyenne, au désert, le

nombre de nids de cette espèce est 12 fois plus important à peu près, qu'à la veille de cette pluie «ces petites fourmis sortent de minuscules petits trous invisibles la veille».

L'aspect du nid chez *Messor semirufus* change au cours de la période qui suit les pluies comme le montre BODENHEIMER (1935).

DÉLYE (1968) a décrit et figuré le nid de *Monomorium salomonis* auquel ressemble, dit-il, le nid d'*A. frauenfeldi*. Pour cet auteur il y a creusement de galeries jusqu'à une profondeur de 60 cm dans des sols alluvionnaires et les déblais édifient des cratères en forme de croissant.

«En hiver les ouvrières d'*A. frauenfeldi* s'entassent en une masse compacte sous une pierre» (TOHMÉ 1969 a).

En résumé, nous pouvons dire que pour les différents auteurs cités, la structure du nid peut varier pour une même espèce. En ce qui concerne le nid d'*A. frauenfeldi*, les diverses descriptions qu'en donnent les auteurs correspondent à des périodes différentes au cours d'une même année.

Pour nous, ce nid change *grosso modo* 4 fois d'aspect au cours de la même année. Ce qui nous amène à diviser cette étude en 4 parties.

1. LE NID EN PÉRIODE D'HIBERNATION

Cette période s'étend pour *A. frauenfeldi* depuis décembre jusqu'au début de mars (H. et G. TOHMÉ 1973). Le nid est alors localisé sous une grosse pierre où l'on ne remarque aucune ébauche de construction. D'autres fourmis tel que *Lasius flavus* au Berkshire s'abritent temporairement sous les pierres plates (WALOFF et BLACKITH, 1962). Les fourmis sont complètement agglomérées dans la moindre excavation de la pierre. Cette agglomération, formée de quelques centaines à quelques milliers de fourmis, se présente en un tas circulaire de 3 à 10 cm de diamètre et dont l'épaisseur varie de 1 à 2 cm selon l'espace libre existant sous la pierre. Cette masse de fourmis ne semble pas toucher le sol durant cette période. Elle est isolée du sol par de l'air comme l'ont signalé BRIAN et BRIAN (1951) et BRIAN (1956) pour les fourmis *Myrmica*.

Grâce à un chantier de construction qui se trouve à proximité des terrains de la Faculté, nous avons pu observer des colonies d'*A. frauenfeldi* tassées dans des parpaings de béton. Ces parpaings qui jonchent les alentours du chantier sont creux et ouverts d'un seul côté. Ils sont habités par nos fourmis lorsque leurs cavités sont orientées vers le sol. Ils sont dédaignés lorsque leurs cavités sont dirigées vers le haut car alors il y a risque d'innondation. Quand une pierre naturelle et une pierre en béton sont juxtaposées, nous remarquons que nos fourmis préfèrent toujours la pierre en béton. Dans ce cas les colonies sont installées à quelques centimètres au-dessus de la surface du sol. En même temps les parois poreuses du béton s'imbibent plus ou moins d'eau assurant les besoins en humidité et en oxygène de ces insectes. Nous avons d'ailleurs utilisé ces observations pour capturer un grand nombre de sociétés dans le but de les étudier au laboratoire. Pour cela nous plaçons à la fin d'octobre, avant l'entrée en hibernation, des parpaings dans la bonne position sur le terrain de récolte. C'est dans ces pierres que nous avons puisé la majorité de nos nids.

Remarquons que durant la période d'hibernation, le nid ne contient ni œufs, ni larves, ni cocons. Les ouvrières sont prostrées antennes et pattes fortement repliées, tassées les unes sur les autres. S'il y a une femelle, elle se trouve au bas et au milieu du groupe.

2. Le nid en période post-hivernale

Cette période couvre les mois de mars, avril, mai. La ponte de la reine commence vers le début mars; dans la masse des ouvrières agglomérées l'évolution larvaire se faisant de fin mars à début mai, les nids contiennent alors des cocons et restent entassés sous les pierres. Au début de cette période, une partie des ouvrières se réveille et s'agite, mais l'ensemble reste serré dans la loge hivernale à la surface du sol, sous une pierre. Aux heures chaudes d'une belle journée de mars, on peut voir de temps en temps 3 à 4 ouvrières dehors; mais malgré la présence du couvain, l'ensemble est mal réveillé.

Par la suite le couvain devenant important, le réveil plus

avancé, les fourmis se dirigent vers le sol et élargissent de minuscules galeries de 3 à 5 mm de diamètre qui se terminent par des espaces plus larges ou chambres ayant 2 à 3 cm de diamètre où elles se tassent avec leur couvain, *Il semble que les Acantholepis frauenfeldi empruntent alors les fissures qui se présentent devant elles dans le sol plutôt qu'elles ne creusent.* Car nous n'avons pratiquement jamais vu de déblayement autour de l'orifice du nid. Nous pouvons affirmer que les *A. frauenfeldi* ne construisent pas de nid, elles en creusent un dans le sol si les anfractuosités ne leur permettent pas de s'y réfugier.

Durant cette période donc, les fourmis commencent à envahir le sol mais la grande majorité des ouvrières reste à la surface dans la loge hivernale.

En avril, quelques ouvrières sont à une dizaine de cm au maximum dans le sol. En mai, cette profondeur s'accentue allant jusqu'à 20 cm à peu près et la grande majorité des ouvrières émigre dans le sol entrainant avec elles le couvain formé d'œufs et de larves. Quant aux cocons, ils sont généralement laissés à la surface avec le groupe restant dans la loge hivernale; ainsi on trouve dans le sol des groupes d'ouvrières avec des œufs et de petites larves; un peu plus loin de grandes larves sont soignées par d'autres ouvrières et à la surface dans la loge hivernale, les ouvrières s'occupent des cocons. Même s'ils ne sont pas spécialisés au point de vue structural, BRIAN (1965a) dit que les nids des fourmis montrent une différence temporaire dans l'utilisation des chambres qui contiennent alors des petites ou des grandes larves, des cocons, des œufs et ainsi de suite. Par là nos fourmis présentent une ressemblance avec les termites, chez qui il y a une spécialisation fonctionnelle dans les chambres juxtaposées des nids (WEESNER 1960): chambre pour couple royal, pour la culture des champignons, pour le couvain, pour la ventilation etc... (NOIROT et NOIROT — TIMOTHÉE, 1962). Fin mai-début juin, la population du nid a complètement quitté l'emplacement d'hibernation et se trouve totalement dans le sol.

3. La période estivale ou le nid dans le sol (fig. 1)

Cette période se situe entre début juin et fin septembre-début octobre. Elle se caractérise par la disparition complète dans les galeries du sol de la fourmilière et par un étonnant besoin des fourmis de changer parfois l'emplacement de leur nid.

Ce nid est très difficile à répérer car rien ne le fait remarquer à la surface du sol: ni cratère comme les *Cataglyphis* du groupe *bicolor*, ni monticule comme les *Tapinoma*, ni terrain deblayé et jonché de débris de graines comme les *Messor*. L'ouverture est un petit trou de 5 mm de diamètre à peu près. Parfois on observe à quelques dizaines de centimètres plus loin d'autres orifices aussi petits et discrets: certains débouchent à l'air libre d'autres sous une pierre. Souvent l'ouverture du nid est une fente due à une craquelure causée par la sécheresse de la couche du sol la plus externe. Pour répérer ces orifices il nous faut observer et suivre des fourmis rentrant au nid.

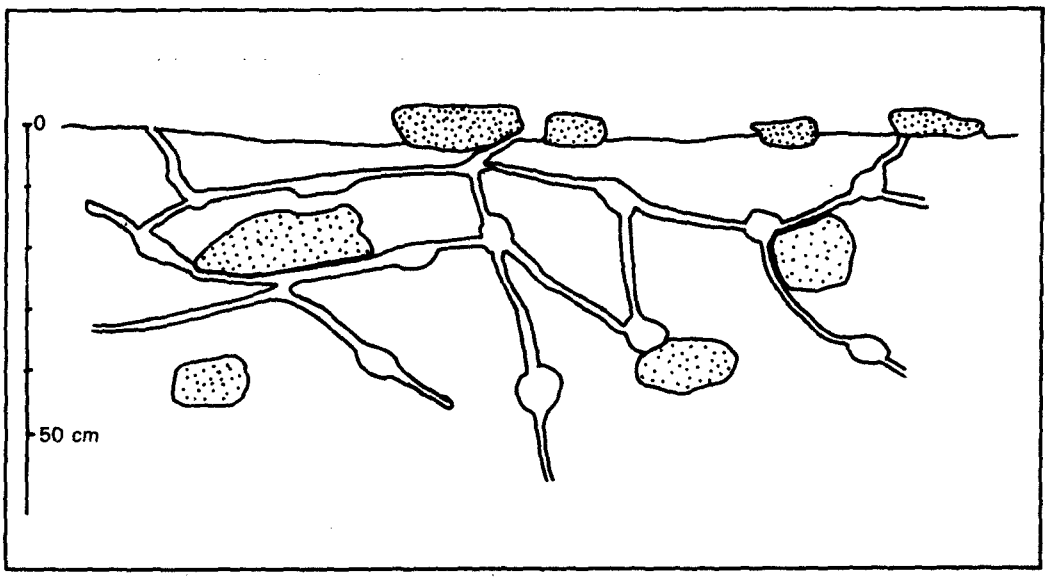


Fig. 1: Schéma du nid d'*A. frauenfeldi* en été.

Techniques utilisées pour l'étude de la structure du nid:

Pour localiser les chambres et les galeries qui constituent le nid nous avons utilisé trois techniques dont les résultats se complètent:

a) Nous avons creusé et déblayé le sol où se trouvent des fourmilières en partant de la surface; les différentes couches sont enlevées centimètre par centimètre. Les galeries et les chambres sont alors mises à nu. La présence de quelques ouvrières nous aide à mieux localiser les galeries, leurs ramifications, et les chambres où elles aboutissent.

b) Creusement d'un sol humide: nous avons remarqué qu'il est parfois plus facile de creuser dans un sol humide. Les parois des galeries et des chambres sont alors mieux tracées. Pour cela nous avons eu parfois recourt à l'arrosage modéré des fourmilières à partir de leur orifice principal.

c) D'autres fois nous avons insufflé dans l'orifice principal de la fourmilière, de la poudre colorée, utilisant un insufflateur en caoutchouc. Cette technique permet de tracer les galéries et les chambres superficielles. Puis à partir d'une chambre nous continuons à insuffler la poudre pour suivre les autres ramifications du nid.

Ces trois techniques ne sont pas parfaites, pourtant elles nous ont permis de représenter l'aspect type du nid.

Ainsi en partant de l'orifice, on découvre une galerie verticale étroite de 3 à 5 mm de diamètre. 10 à 15 cm plus bas, la galerie s'élargit formant une chambre de 1 à 3 cm et des galeries horizontales ou obliques. Chambres et galeries se succèdent assez nombreuses et le nid s'étale beaucoup plus en largeur qu'en profondeur. Les chambres sont délimitées grâce à la présence d'un couvain très dense autour duquel s'activent de très nombreuses ouvrières. Les galeries sont plus délicates à être observées à cause de leur diamètre fort réduit.

La profondeur du nid se trouve entre 10 et 50 cm, rarement elle atteint 1 m; par contre certaines fourmilières ont 1 à 2 m de diamètre. Là encore, comme l'a signalé DELAGE (1967) pour les nids de *Messor capitatus* dans le Midi de la France et TOHMÉ (1972 b) pour les *Messor ebeninus* de la côte sablonneuse du Liban «ce que le nid perd en profondeur, il le gagne en étendue».

Le nid d'*A. frauenfeldi* que nous venons de décrire ressemble à celui dont parle DÉLYE (1968) sauf que nous n'avons jamais

observé d'orifices entourés par des cratères. Même en arrosant les nids, les ouvrières ne font pas sortir des boulettes de terre.

Les *A. frauenfeldi* commencent à creuser leur nid quand la période de la sécheresse estivale les oblige à s'enfoncer dans le sol à la recherche de l'humidité provoquée par les condensations atmosphériques. Le déblaiement, s'il a lieu, est si faible qu'il passe inaperçu. Il semble que ces fourmis préfèrent souvent, au lieu de creuser, envahir les fissures du sol, assez fréquentes en cette période de l'année car elles sont provoquées par une différence de température et de sécheresse entre la surface du sol et les couches plus profondes. Ceci est par ailleurs favorisé par la nature plutôt argileuse du sol comme nous l'avons montré dans l'étude des caractères édaphiques du biotope *(vide supra)*.

Signalons aussi la présence de cette espèce à proximité des nids de *Messor semirufus,* de *Tapinoma simrothi phoenicium* et de *Monomorium venustum*. Nous avons souvent constaté que l'espèce *A. frauenfeldi* habite les nids ou les parties de nids délaissés par les 3 fourmis précédemment citées ou s'installe dans un nid inhabité de guêpe *Vespa orientalis*. La nidification dans les fissures naturelles ou dans des excavations faites par d'autres animaux est un phénomène assez commun chez tous les groupes d'insectes sociaux. Il en est ainsi de l'Abeille *Apis cerana,* Fabr. qui est plus habile à élargir les interstices que ne l'est *Apis mellifera* (SAKAGAMI 1959).

En cette période aussi l'emplacement du nid d'*Acantholepis frauenfeldi* change d'endroit très facilement, parfois pour une cause visible, parfois sans raison apparente. Ainsi après un arrosage abondant d'un jardin à Moukhtara au mois d'août 1971, une colonne d'ouvrières se forme transportant le couvain et surtout les cocons sur une distance de plus de 10 m. Elles ont traversé un mur de 5 m de hauteur pour aller s'installer dans un autre endroit. L'ancien nid est alors définitivement abandonné.

Pour bien étudier ces fourmis sur le terrain, nous avons repéré, marqué et laissé en place plus d'une vingtaine de nids que nous observons régulièrement. On a souvent été surpris par la disparition d'un nid que nous finissions presque toujours par retrouver quelques mètres plus loin. La cause de cette émigration

est probablement due à ce que les plantes (des *Inula viscosa*) qui ombragent plus ou moins l'entrée du nid se sont desséchées et qu'à cause de ce dessèchement, les pucerons qui fréquentent ces plantes ont disparu, entraînant à leur suite leurs éleveuses, ou bien encore, l'ombre bénéfique qu'assurent ces plantes aux fourmilières d'*A. frauenfeldi* ayant disparu, la forte insolation des derniers mois de l'été a fini par chasser nos Fourmis qui déménagent alors à la recherche d'un abri plus protégé. Ceci montre une fois de plus l'influence du microclimat sur la propagation d'une espèce dans une aire déterminée. D'ailleurs plusieurs auteurs dont SCHNEIRLA (1949) et JACKSON (1957) l'ont signalé déjà pour la fourmi chasseresse *Eciton hamatum* qui dans sa phase sédentaire, c'est-à-dire au courant de la saison sèche, choisit des sites plus frais et plus humides pour y loger.

Au mois de juin, on voit parfois des ouvrières transportant des cocons de différentes tailles et sortant du nid; en juillet et en août, on ne voit plus de couvain véhiculé. Pour le voir il faut creuser ou inonder le nid. Or comme il ne pleut pas en été au Liban, les cocons restent alors dans le nid, tant que celui-ci est suffisamment humide.

Cette période se termine en octobre à la chute de la première bonne averse annonçant l'automne. A partir de ce moment le nid, très riche en cocons surtout, change encore une fois d'aspect.

4. PÉRIODE PRÉ-HIVERNALE

Cette période se situe en octobre et novembre. L'activité externe des ouvrières diminue énormément. Elles ne sortent plus que vers le milieu de la journée et leurs randonnées ne dépassent pas une circonférence ayant un mètre de rayon autour de l'orifice de la fourmilière si le soleil est voilé par les nuages. Par contre elles s'éloignent beaucoup plus par les beaux jours ensoleillés et font sortir leurs cocons pour les déposer entre les brindilles d'herbe sèche.

Durant cette période, la répartition des ouvrières et du couvain se modifie. Les ouvrières remontent vers les chambres les plus superficielles et commencent à s'agglomérer et à s'entasser par

petits paquets tout en restant plus ou moins actives. Souvent elles sont observées agglomérées et exposées à l'air libre avec des cocons et parfois des larves. L'hibernation n'a pas encore commencé malgré le rassemblement des ouvrières. En creusant le nid à partir de son orifice on trouve quelques ouvrières à 5 cm de profondeur à peu près. La majeure partie de la société est déjà à la surface. La quasi totalité de la fourmilière se ramasse petit à petit. A cette période de l'année, le volume du nid se restreint, atteignant tout au plus 30 cm de profondeur et 60 cm de diamètre.

En décembre, les derniers cocons se transforment en ouvrières et la colonie, entièrement dépourvue de couvain, remonte par petits paquets éloignés les uns des autres de quelques cm et vient habiter une anfractuosité suffisamment protégée afin de passer l'hiver. L'hibernation commence.

Conclusions :

La fourmilière d'*A. frauenfeldi* n'est pas cantonnée dans un endroit déterminé.

a) En période d'hibernation, elle s'abrite temporairement à la surface du sol sous une pierre. Le couvain manque alors complètement. La température moyenne à la surface du sol s'étend entre 11 et 15°C. Elle est légèrement plus élevée de 0,1 à 0,2°C que les températures correspondantes à 30 cm de profondeur. Mais en même temps il faut considérer que cet habitat bien draîné, fait éviter à nos fourmis les risques d'innondations des mois de décembre, janvier et février.

b) En période post-hivernale, de mars à mai, les fourmis envahissent progressivement le sol avec les œufs et les larves. La ponte a lieu à la surface du sol. Vers la fin de mai, la température moyenne à 20 cm de profondeur, est plus élevée qu'à la surface du sol.

c) Entre juin et septembre, le nid est dans le sol entre 10 à 50 cm. Bien que la température moyenne à ces niveaux soit plus élevée qu'en surface, l'humidité est aussi plus élevée. Les fourmis effectuent parfois des déménagements verticaux et horizontaux à la recherche d'une meilleure humidité. Cette période riche en

larves est considérée comme une phase sédentaire. A la fin de cette période, la société est riche en cocons.

d) En octobre et novembre, l'activité des ouvrières est sensiblement réduite. Des amas de fourmis plus ou moins importants se forment progressivement et émergent en surface. C'est l'occasion de la fragmentation de la colonie souche en plusieurs groupes. La température moyenne au niveau du sol est légèrement plus élevée qu'à 10 cm de profondeur et l'humidité est assurée par les premières pluies de l'automne.

La Fourmi *A. frauenfeldi* présente donc un certain nomadisme limité. Mais à l'instar des *Dorylus* étudiées par RAIGNIER et VAN BOVEN (1955) dans l'ancien Congo Belge, il est possible de voir que le couvain est formé surtout par des larves au cours de la phase sédentaire et par des cocons évolués au moment où la société va déménager.

Il y a donc une relation étroite entre le cycle, le développement larvaire et le comportement cyclique de déménagement de la société d'un côté, et les variations saisonnières de la température et de la pluviométrie d'un autre côté. Cette relation ressemble à ce que BRIAN (1965) a montré pour les insectes sociaux en général et SCHNEIRLA (1963) pour *Neivamyrmex nigrescens* Cresson, en Amérique du Nord.

DEUXIÈME PARTIE

LA BIOLOGIE

QUATRIÈME CHAPITRE

CYCLE BIOLOGIQUE ANNUEL

1. Introduction

L'étude du cycle évolutif chez les insectes sociaux a été souvent liée à celle du déterminisme d'apparition des castes et de la diapause. Le chercheur est amené à approfondir les détails du développement, en essayant de résoudre le problème posé par l'origine des castes et par leur apparition à des dates régulières au cours d'une année. Chaque printemps, un nouveau cycle commence, entrecoupé par des phases de croissance et de multiplication, suivi par un repos hivernal. Les auteurs qui se sont intéressés à cette étude sont nombreux. Différents cycles chez les fourmis sont mentionnés dans des ouvrages généraux comme ceux de Goetsch (1959), Wilson (1963 et 1971), Brian (1965 a) et Bernard (1968).

Dans les paragraphes qui suivent nous allons étudier le cycle d'une société âgée et le comparer avec celui d'une jeune fondation d'*A. frauenfeldi* au Liban. En même temps nous verrons la composition mensuelle de la population d'un nid.

2. Technique

L'étude du cycle biologique d'*A. frauenfeldi* a été réalisée selon trois méthodes qui se complètent.

A — *Inventaire de nids récoltés dans la nature :*

Durant cinq années consécutives (1970 - 1975), nous avons déterré, à différentes périodes de l'année, des nids entiers d'*Acantholepis frauenfeldi* dans différents biotopes au Liban et en

Syrie. Une récolte du contenu d'un nid a lieu, en moyenne, une fois par semaine. L'inventaire de ces récoltes a permis de suivre, mois par mois, la composition qualitative et quantitative d'un nid type et de tracer le développement du couvain et de la société selon les techniques déjà développées par différents auteurs tels que DELAGE (1967) pour l'étude des fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain et MEUDEC (1973) pour *Tapinoma erraticum* en Touraine.

B — *Élevage de fourmilières prises dans la nature :*

La mise en élevage artificiel de diverses récoltes, et l'observation continue de leur évolution, ont permis de compléter les connaissances précédemment acquises; nous avons réalisé depuis 1971, 350 élevages de fourmilières prises dans la nature entre septembre et avril. Ces élevages étaient pourvus ou non de reine. Nous avons ainsi observé l'apparition des œufs et l'évolution du couvain.

C — *Fondations indépendantes obtenues au laboratoire :*

La fondation indépendante à partir d'une femelle isolée ayant réussi, le développement et la croissance d'une société ont été étudiés dans des nids de type Janet. Ceci nous a conduit à vérifier et à compléter nos résultats. C'est d'ailleurs de l'ensemble de toutes nos observations que nous avons tiré nos résultats, et établi la figure 1.

3. ANALYSE DES RÉSULTATS

L'analyse des résultats des fourmilières déterrées ainsi que celle de la figure 1, montre que les nids, durant les mois de décembre et de janvier, sont complètement dépourvus d'œufs et de couvain.

Les œufs commencent à apparaître vers la fin de février et la ponte se poursuit durant huit mois selon un rythme étudié par ailleurs. Elle s'arrête complètement vers la fin d'octobre. Les larves font leur apparition au début d'avril pour disparaître dans la première quinzaine de novembre.

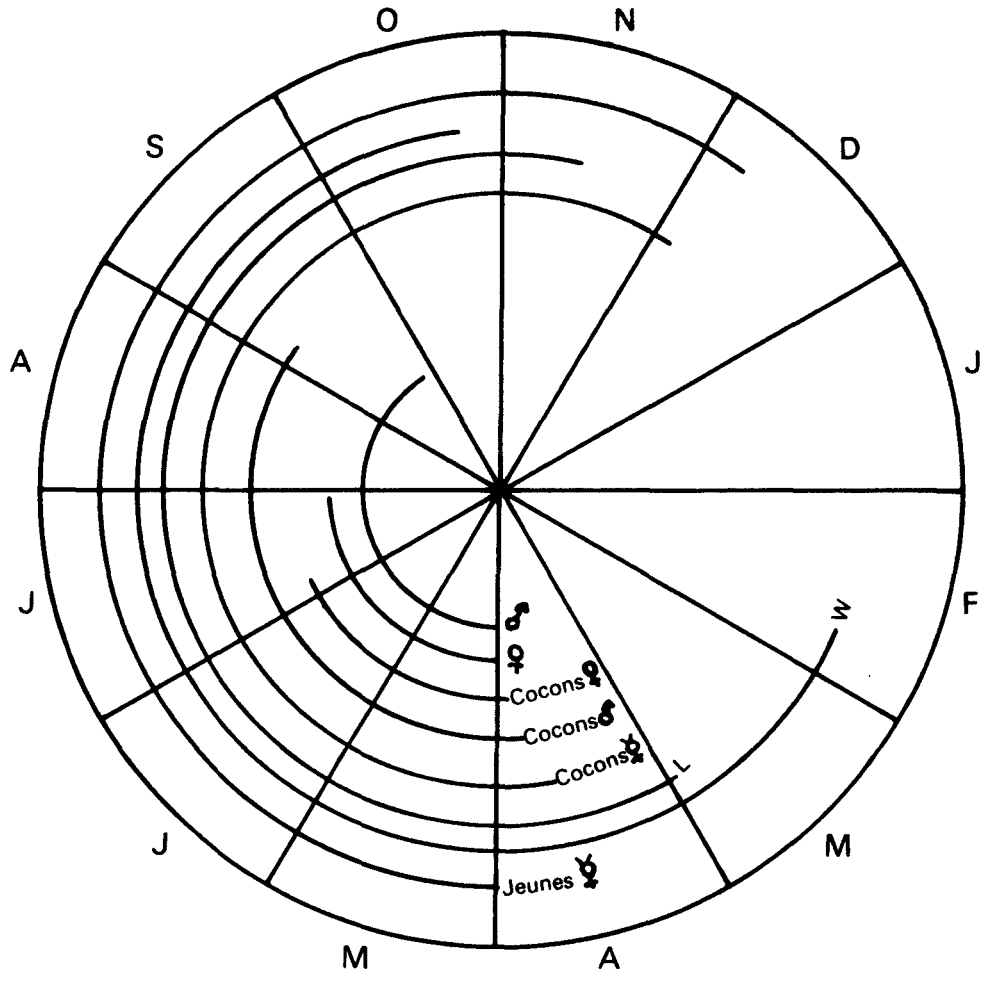


FIG. 1 : Présence au cours de l'année des différents stades du couvain et des ailés chez *A. frauenfeldi*.

Les cocons, qui évolueront en ouvrières (2,3 × 0,87 mm) s'observent tout de suite après les premières chaleurs d'avril, généralement vers le milieu de ce mois; ils deviennent rapidement nombreux et leur nombre est particulièrement important à la fin de l'été; les cocons sont les seuls composants du couvain observés en novembre et début décembre.

Les cocons de sexués ailés apparaissent à la fin d'avril et au début de mai. Ceux qui donneront des mâles (2,66 × 1,20 mm) sont observés presque à la même époque que ceux qui donneront

des ouvrières et une semaine au moins avant les cocons des femelles ailées (4,87 × 2,27 mm en moyenne).

La formation des cocons de mâles se poursuit jusqu'à la fin de septembre; en revanche les cocons de femelles ailées disparaissent au cours de la première semaine de juillet. Dans certains nids déterrés, nous avons observé soit uniquement des cocons de femelles avec des cocons d'ouvrières, soit des cocons de mâles mélangés à des cocons d'ouvrières, et, lorsque la fourmilière est assez importante — et c'est le cas le plus fréquent — les trois catégories de cocons.

Dans les sociétés âgées, les nouvelles ouvrières se remarquent vers le début de mai. Celles issues des derniers cocons de novembre-décembre complètent leur pigmentation à la sortie de l'hibernation.

Les ailés éclosent à partir de la première semaine de mai. On continue à les voir apparaître durant les mois de juin et de juillet. A partir du début août on ne voit plus de femelles ailées; par contre les mâles se rencontrent jusqu'en septembre. Les derniers mâles apparus disparaissent sans participer à un essaimage. Leurs cadavres se rencontrent avec les débris de la fourmilière.

La figure 1 montre la présence au cours de l'année des différents stades du couvain et des ailés.

4. Observation de l'essaimage

Une étude préliminaire de l'essaimage artificiel et dans la nature chez *A. frauenfeldi* a déjà été réalisée et décrite (H. et G. Tohmé 1975 b). Cet essaimage a été observé au printemps de 1966 près d'une pinède à quelques kilomètres à l'est de Beyrouth (600 à 650 m d'altitude). Par une journée relativement chaude et sèche avec un vent nul, les femelles ailées et les mâles se rencontraient partout, sortant de leurs cachettes et tourbillonnant dans l'air.

D'autres observations ont été réalisées au cours des dix dernières années: les dates de l'essaimage s'échelonnent entre le 28 mai et le 28 juillet. Elles varient selon l'altitude et la proximité de la mer, l'essaimage est plus précoce à proximité de la mer et est retardé par l'altitude. Durant ces essaimages on observe une

suractivité des ouvrières qui courent partout. Les mâles volent alors suivis par les femelles. Ces vols ne semblent pas être de longue durée et les ailés se retrouvent sur le sol soit isolés soit accouplés.

Pour illustrer les différents essaimages observés, voici quelques exemples choisis parmi ceux de la saison de 1974 dans les stations de Rayak (plaine centrale de la Békaa à 900 m d'altitude) et de Moukhtara (Mont-Liban à 790 m d'altitude).

Rayak: 30 juin, 6 heures du matin, avant le lever du soleil, t^o = 22°C, H.R% = 45. On observe sur une allée en béton, dans un jardin, trois femelles ailées, des ouvrières et une cinquantaine de mâles qui semblent sortir d'un orifice différent de celui d'où sortent les femelles, sans doute d'un nid où logent des ouvrières orphelines. Des ouvrières semblent tirer les mâles et les pousser à s'envoler. Dès que le soleil est levé, les mâles volent, suivis par les femelles. A 7 heures, une femelle désailée est par terre sur le béton, elle a un mâle *in copula* qu'elle traine en se déplaçant; aussitôt capturé et enfermé dans une boîte, le couple se sépare. Aucun autre vol n'est observé au cours de la journée.

Le 14 juillet et le 28 juillet, d'autres essaimages sont observés dans la même station. Les conditions climatiques sont identiques au cas précédent. La récolte contient des femelles désailées et des femelles ailées non fécondées. Ainsi le vol nuptial peut se répéter à plusieurs reprises dans un emplacement géographique très restreint.

Moukhtara: 14 juillet, 6 h. du soir, t^o= 23°C. Les parterres fleuris d'une terrasse sont arrosés provoquant la sortie des sexués ailés, une heure plus tard environ. Plusieurs femelles ailées et désailées, des mâles et des ouvrières d'*A. frauenfeldi* et d'*A. frauenfeldi var. caucasica* Santschi, 1917, sont récoltés. Le vol nuptial s'effectue avant le lever ou après le coucher du soleil.

5. Variations mensuelles de la population

Aux différents mois de l'année nous avons récolté et inventorié une moyenne de 4 à 5 nids par mois.

L'effectif de certains nids récoltés ne dépasse pas 500

ouvrières; tandis qu'on a dénombré dans d'autres nids à population particulièrement dense plus de 15.000 ouvrières. BERNARD (1964) écrit qu'un nid d'*A. frauenfeldi* en Algérie peut contenir de 5.000 à 50.000 ouvrières très agiles.

Les sociétés les plus populeuses en général se rencontrent en mai-juin; cette période est annoncée par une forte ponte de la reine: parfois 100 œufs par jour. Cette ponte, faible à ses débuts, augmente rapidement jusqu'à mi-juin, puis commence à diminuer graduellement aux mois les plus chauds de l'année, ce qui explique la stabilité des effectifs de juillet-août-septembre. Les résultats obtenus en calculant la population des mois de juillet et août sont plus faibles que ceux des mois de mai et de juin. Nous pouvons imputer cela aux trois causes suivantes:

a) Nous ne sommes pratiquement jamais parvenue à ramasser, durant les mois d'été, un nid entier comme il est possible de le faire aux mois précédents; car comme on l'a vu par ailleurs, ce nid est très ramifié dans le sol en cette période, et une partie des ouvrières est à l'extérieur occupée à la récolte.

b) Le rythme de ponte de la reine en été est moins important qu'au printemps.

c) Une mortalité plus grande des ouvrières s'observe en été.

Au mois d'octobre la majorité des cocons éclôt, donnant ainsi une explication au chiffre plus élevé que celui des 3 mois précédents que nous avons relevé; en revanche au mois de novembre, les colonies remontent doucement à la surface et se fragmentent, donnant des groupements d'ouvrières parfois sans reine, formés de 500 à 3000 individus. Notons cependant que le groupement qui contient la reine est généralement le plus dense.

Au cours des mois froids qui suivent, les sociétés importantes avec reine ont une moyenne de 4000 ouvrières. Nous avons cependant constaté qu'en février et début mars, l'effectif est légèrement plus bas, ce que nous pouvons imputer à une certaine mortalité normale en cette saison.

Chronologie du développement dans les jeunes fondations.

L'observation en 1974, de 14 fondations indépendantes au laboratoire, et les relevés des différentes étapes marquant

l'évolution de ces fondations ont mis en évidence la chronologie de l'apparition des œufs, des larves, des cocons et des adultes. La température du laboratoire, entre 21 et 26°C, est la même pour tous les élevages, ce qui nous permet d'énoncer une moyenne des différentes durées de l'évolution du couvain. Si dans la nature, la température du sol est légèrement différente de celle du laboratoire, ceci n'empêche pas de donner à nos résultats une valeur comparative exacte.

Il apparaît qu'entre l'essaimage et l'apparition du premier œuf s'écoule une période de 3 jours en moyenne. Certaines femelles commencent à pondre le lendemain de leur fécondation. La durée du développement embryonnaire est de 7 jours en moyenne. Le développement larvaire total (1ère larve — 1er cocon) est de 8 jours en moyenne; chacun des cinq stades larvaires, a une durée très brève, allant de 24 à 48 heures. La nymphose est de 14 jours. Ainsi entre l'essaimage et l'apparition de la première ouvrière s'écoule une durée de 32 jours en moyenne.

Comparaison avec le développement larvaire dans les sociétés âgées:

En comparant le développement larvaire d'une fondation indépendante et d'une société âgée récoltée dans la nature et mise en élevage, nous remarquons un parallelisme entre les durées respectives du développement des deux sociétés. Cependant dans les nids âgés on constate une durée moyenne légèrement plus importante des stades larvaire et nymphal. Ceci s'expliquerait par les soins plus importants que reçoivent les larves dans les colonies déjà établies. Ces soins se traduisent par l'apparition d'ouvrières monomorphes ayant des tailles plus constantes et légèrement plus grandes que celles des premières ouvrières qui apparaissent dans une fondation indépendante.

Notons aussi que l'apparition des œufs dans une nouvelle société en fondation et dans une société âgée sortant de l'hibernation est espacée dans le temps; la première commençant début juin ou plus tard, la seconde commençant début mars. Il va de soi que les températures observées, en début mars, sont différentes de

celles du début juin. or la température influence le développement larvaire, comme nous le verrons dans le chapitre suivant.

Dans le but de vérifier la chronologie du développement larvaire de ces deux genres de sociétés à une même période, nous avons pris le 1er juillet 1974, 5 colonies contenant un couvain formé d'œufs, de larves à différents stades, et de cocons. Après les avoir endormies au froid, nous avons retiré tout le couvain, puis nous avons relevé les dates d'apparition des différents stades depuis l'œuf jusqu'à la jeune ouvrière.

De tous les résultats que nous avons mentionnés, il s'avère qu'à partir du 1er juin l'apparition des œufs, des larves, des cocons, des imagos, de même que leur développement et leur disparition sont à peu près identiques dans les sociétés nouvelles et les sociétés âgées.

Avant le vol nuptial c'est-à-dire entre mars et fin mai, le développement larvaire est beaucoup plus long à cause sans doute des basses températures que l'on rencontre encore au début de cette période. Ceci nous pousse à consacrer à l'influence de la température une étude particulière *(vide infra)*.

6. Discussion et Conclusion

a) A. frauenfeldi forme au Liban et en Syrie des sociétés pouvant aller jusqu'à 15.000 ouvrières. En hiver, cette Fourmi ne possède ni œufs, ni couvain dormant à l'exemple de *Monomorium pharaonis* (Peacock et Baxter, 1950 et observation personnelle), de *Formica* du groupe *rufa* (Gosswald et Bier, 1953 a, 1953 b, 1954 a, 1957; Bier, 1954 a, 1956), de *Dolichoderus quadripunctatus* (Torossian, 1960, 1966, 1967), de *Pheidole pallidula* (Bontpart, 1964), de *Dolichoderus pustulatus* et *D. plagiatus* (Kannowski, 1967).

b) La production d'ouvrières est continue de fin avril à début décembre. Les premiers mâles apparaissent au début de mai jusqu'à septembre. Les femelles ailées se rencontrent aux mois de mai-juin-juillet. Donc l'apparition des ailés est graduelle, leur longévité étant relativement importante.

Chez *Plagiolepis pygmaea,* Passera (1963) note l'apparition

des ouvrières entre avril et août: les premières ouvrières nouveaux-nées proviennent des œufs pondus l'été dernier; en revanche les premiers œufs de la saison donnent des ouvrières en août. Les ailés adultes proviennent du couvain dormant et apparaissent dans des nids séparés en juin-juillet.

c) L'essaimage s'échelonne sur une période de deux mois. Il a lieu par intermittence entre fin mai et fin juillet. DÉLYE (1968), dans son calendrier des essaimages à Béni-Abbès en Algérie, mentionne deux essaimages pour *A. frauenfeldi:* le premier essaimage régulier a lieu en mai, le second se produit irrégulièrement en automne, et plus particulièrement en septembre pour les sociétés des biotopes les plus favorisés. Dans l'Oranais, le même auteur mentionne un essaimage en juin-juillet et dans l'Algérois, un essaimage en juillet-août.

d) Le développement du couvain chez *A. frauenfeldi* est lent au début de la reprise de la vie active de la société. Il dure alors 2 mois. Ce développement devient plus rapide par la suite et dure à peine un mois entre mai et août; puis il reprend une marche plus lente en septembre-octobre, pour s'arrêter au mois de novembre.

Au cours des mois d'été, où la température moyenne est de 25°C, les différents stades de développement ont les durées respectives suivantes:

— développement embryonnaire: 6 à 7 jours.
— développement larvaire: 13 à 15 jours.
— nymphose: 14 à 18 jours.

En comparaison avec d'autres fourmis, voici certains résultats:

Pour *Oecophylla longinoda,* étudiée par LEDOUX (1949) en Côte d'Ivoire, la ponte a lieu le lendemain de la fécondation. Le développement embryonnaire dure 8 jours, le développement larvaire 12 et la nymphose 17 à 18 jours. Température moyenne d'élevage 25°C.

Également étudiée par LEDOUX (1952) en Basse-Côte-d'Ivoire, l'espèce *Odontomachus assiniensis* présente des femelles ailées plus particulièrement pendant les saisons pluvieuses (mai à octobre). La ponte a lieu 3 à 4 jours après l'essaimage. L'évolution du couvain s'effectue selon le rythme suivant:

— développement embryonnaire: 10 jours.
— développement larvaire: 22 jours.
— nymphe en cocon: 16 jours.

Pour *Crematogaster scutellaris* étudiée par SOULIÉ (1962) dans la région toulousaine, la ponte débute fin mars. Les développements embryonnaire et larvaire durent 117 jours, la nymphose 25 à 26 jours. Température d'élevage non précisée identique à celle du milieu naturel.

Pour *Messor aegyptiacus* (DÉLYE, 1968) en Algérie, le vol nuptial a lieu en octobre-novembre, la ponte fin mars et les premières ouvrières naissent en juin. Température d'élevage: 25 à 28°C.

Pour *Messor ebeninus* (TOHMÉ 1969 b) au Liban, l'essaimage a lieu fin novembre, la ponte commence 3 mois après. Le développement embryonnaire dure 40 jours, le développement larvaire 27 jours et la nymphose 14 jours. Température d'élevage: 20 à 25°C.

e) La population d'une colonie varie aux différents mois de l'année. Le maximum d'ouvrières s'observe en mai-juin. Le minimum en février-mars. Les cadavres d'ouvrières sont plus nombreux au cours des mois les plus chauds et les plus froids de l'année. Ces variations sont la conséquence de différents facteurs biologiques et écologiques.

CINQUIÈME CHAPITRE

BIOLOGIE DE LA FEMELLE ISOLÉE

1. Élevage de la femelle essaimante

A — *Introduction et notions préliminaires :*

Pour étudier la biologie de la femelle fondatrice, nous avons placé dans des nids artificiels du type Janet, des femelles capturées dans la nature, tout de suite après le vol nuptial. Elles se rencontrent alors en abondance, courant sur le sol, à la recherche d'un gîte formé généralement par une fissure ou par une pierre.

Dans l'étude du cycle biologique, nous avons mentionné que la ponte commence 1 à 3 jours après la fécondation. Nous avons également étudié la chronologie de l'évolution du couvain. Dans les paragraphes qui suivent nous nous proposons de compléter cette étude en ce qui concerne la quantité et l'aspect du couvain. Les quatre premières semaines de la fondation constituent une période critique qui dépend essentiellement des capacités vitales individuelles de la jeune femelle fondatrice; ces capacités se reflètent dans le nombre, dans l'aspect et la taille du couvain. Une fois le stade critique passé, les chances de prospérer de la jeune société augmentent. Enfin nous verrons quels sont les facteurs qui influencent l'évolution du couvain de la femelle isolée.

B — *La première étape de la fondation :*

La période la plus critique pour la survie d'une fondation couvre le premier mois de la vie de la femelle; à la fin de ce mois, une ou plusieurs ouvrières sont déjà nées. Celles-ci vont contribuer à entretenir le couvain en aidant leur mère et en la

nourrissant. Mais malgré les efforts des jeunes ouvrières et les soins qu'elles prodiguent, la nouvelle société est détruite parfois au cours du deuxième mois. Ainsi sur 17 élevages réalisés en 1973, 21 réalisés en 1974 et 52 en 1975, 66% de ces élevages ont survécu à la période critique d'un mois. Les pertes subies au cours du 2ème mois ont réduit le taux des élevages qui ont réussi à 39%.

Les conditions artificielles dans lesquelles ces fondations sont réalisées se rapprochent des conditions naturelles. Nous pensons que les inconvénients des nids expérimentaux sont équilibrés par des avantages appréciables, tels l'humidité bien réglée et la protection contre les prédateurs qui s'attaquent aux fondatrices.

Ces avantages permettent de penser qu'il y a autant de chances de survie en laboratoire et dans la nature où les femelles sont pourchassées par les prédateurs et doivent trouver un abri convenablement humide.

Quelles sont alors les raisons qui font qu'il y a tant d'échecs ? Il va de soi que dans la fondation indépendante, tout le travail de la fondation incombe à la fondatrice qui supporte à elle seule tous les soins dont a besoin le couvain, même postérieurement à l'apparition des premières ouvrières. L'échec se traduit par la disparition des larves et le retard dans l'apparition des nymphes et des ouvrières. Ce retard se répercute sur la ponte de la femelle qui s'arrête de pondre et finit par mourir, comme chez *Messor ebeninus* (TOHMÉ 1972 a). Cet échec ne peut être imputé qu'à une fatigue, un épuisement de la femelle fondatrice. Malgré cette mortalité élevée, nous constatons que le nombre de nids observés annuellement, reste très grand, parce que les femelles essaimantes sont très nombreuses.

C — *Évolution du couvain :*

Le nombre d'œufs pondus la première semaine de la fondation est de 27 en moyenne. BODENHEIMER (1937), se basant sur les travaux d'ANDREWS (1929) et de HOLMQUIST (1928), mentionne un taux de 4 œufs par jour, chez *Formica exsectoides* et de 3 œufs par jour chez *F. ulkei*. Ce nombre est élevé comparativement à ce qui a été signalé chez *Messor ebeninus* où il est de quatre

œufs par semaine (TOHMÉ 1972 a), et chez *Odontomachus assiniensis :* une dizaine d'œufs par semaine (LEDOUX 1952). On est bien loin de la fécondité observée chez les termites tel que *Macrotermes natalensis* où la femelle pond 30.000 œufs par jour à peu près: (FENTON, 1952).

Nous avons constaté que la taille des œufs pondus par la femelle essaimante est plus grande les trois premiers jours (moyenne de la longueur = 0,60 mm) puis atteint une moyenne normale dans les jours qui suivent (0,51 mm). Cette constatation a été signalée chez *Oecophylla longinoda* (LEDOUX, 1949) et chez *Myrmica ruginodis* (BRIAN et HIBBLE, 1964) où les œufs pondus par la reine, après la sortie de l'hibernation, chez cette dernière espèce, ont une taille plus grande que celle de la normale. Cette taille décroît rapidement au cours des trois premières semaines avant d'atteindre une constante normale.

La femelle d'*A. frauenfeldi* dévore probablement une partie des œufs puis une partie des larves, comme il est courant de le constater chez les Hyménoptères sociaux (WILSON, 1971) tel que les guêpes *Polistes fedwigae* (SAKAGAMI et FUKUSHIMA, 1957) et les fourmis des genres *Myrmecia* et *Myrmica* (FREELAND, 1958; WEIR, 1959) où les fondatrices se nourrissent de quelques œufs et en donnent à leurs larves.

Nous estimons qu'au début de la fondation un taux de 15 à 20% des œufs pondus arrive à l'état imaginal, il est de 25 à 30% chez *O. longinoda* (LEDOUX, op. cit.).

Ce n'est que plus tard, lorsque la fondation est établie, que ce taux s'élève. Probablement la faiblesse de ce pourcentage s'explique par l'importance de l'oophagie, de la larvophagie de la femelle, ainsi que par la diminution de la ponte après l'apparition des larves.

Malgré la grande taille des premiers œufs, les premières larves ont une dimension inférieure à celle des larves d'une société complète.

La nymphose commence 14 à 16 jours après le début de la ponte comme on l'a vu au chapitre précédent. La larve s'arrête de manger: elle est déjà une prénymphe, elle commence à tisser son cocon grâce à un fil de soie. Tant que le cocon n'est pas opaque,

nous voyons la prénymphe s'activer pour l'achever. Ce cocon n'atteint pas la taille d'un cocon normal. De même l'aspect externe des premiers cocons est éffiloché, on a l'impression que le cocon est mal fini, peu soigné. Faute d'ouvrières pour l'aider, la prénymphe ne réussit pas à rendre son cocon lisse. La reine ne parvient pas, seule, à accomplir parfaitement tout le travail.

Comme on l'a dit plus haut, quatre semaines environ après la ponte, la première ouvrière éclôt (2,10 mm de moyenne). Chétive, de taille inférieure à la moyenne générale des ouvrières normales (2,37 mm), elle ressemble par ce caractère aux premières ouvrières obtenues à partir d'une fondation indépendante, observée par différents auteurs (BODENHEIMER, 1937; LEWONTIN, 1965; WILSON, 1971; PLATEAUX, 1971; TOHMÉ, 1972 a).

La première ouvrière, malgré sa petite taille est très active. Elle soigne les larves, porte les œufs, lèche la reine et la nourrit. Deux ou trois autres ouvrières éclosent deux ou trois jours plus tard, aussi chétives que la première.

Malgré leur grande activité, ces ouvrières semblent toucher à peine à la nourriture que nous leur donnons. Au cours du deuxième mois de la vie de la fondation, nous constatons une mortalité très élevée chez ces jeunes ouvrières, qui ne sont pas toujours suffisamment remplacées. Cela explique la disparition de 27% de ces jeunes sociétés durant le deuxième mois. A la fin de ce deuxième mois, les ouvrières qui restent, bien que peu nombreuses, sont d'une taille plus grande (2,28 mm) que la première ouvrière, même si elles n'atteignent pas encore la taille normale (2,37 mm). Apparemment plus robustes, elles se nourrissent correctement. N'oublions pas que ces ouvrières ont été entretenues par leurs sœurs aînées durant leur vie larvaire, ce qui semble leur assurer une viabilité plus grande. Dès lors les chances de survie de la jeune fondation augmentent.

2. RYTHME DE LA PONTE CHEZ LA FEMELLE ESSAIMANTE

A — *Expériences :*

Nous avons mentionné par ailleurs que la moyenne de ponte durant la 1ère semaine de la jeune femelle est de 27 à 28 œufs. Nous

avons de plus observé *que chaque fois que les œufs étaient retirés à une femelle, une ponte plus importante, qu'à l'ordinaire compensait cette perte.*

Pour cela deux séries parallèles d'expériences ont été réalisées pour étudier le rythme de la ponte de la femelle aux premiers jours de la fondation.

Série I: Les expériences ici consistent à compter quotidiennement en laboratoire, pendant 2 mois, la ponte d'une femelle qu'on vient de capturer dans la nature, à la suite d'un vol nuptial. Dix femelles essaimantes ramassées le 17 juin 1975 sont installées chacune dans un nid artificiel et élevées dans les mêmes conditions. Un comptage des œufs présents est fait quotidiennement, à la même heure, sans manipuler les œufs.

Série II: A l'exemple de la première série d'expériences, nous avons placé dix autres femelles capturées le même jour et installées dans les mêmes conditions expérimentales, que précédemment. La différence ici consiste à éliminer les œufs chaque jour après leur dénombrement. La reine se trouve ainsi quotidiennement dépourvue de ses œufs.

Premières constatations:

a) Dans la série 1, on note la présence exclusive d'œufs durant les 10 premiers jours seulement. Les larves apparaissent entre le 10e et le 30e jour. A partir du 30e jour, on signale la naissance des premières ouvrières.

b) Dans la série 2, la ponte est abondante les 10 premiers jours, elle diminue les 20 jours suivants, pour s'arrêter complètement après un mois. Toutes les femelles de la série 2 sont mortes au cours du 2ème mois de leur vie.

Comparaison des résultats:

Les constatations précédentes nous permettent:

— Une première comparaison concernant les 10 premiers jours, durée à la fin de laquelle, dans la première série d'expériences, les premières larves font leur apparition. En additionnant les œufs pondus au cours des 10 premiers jours, dans la deuxième série d'expériences, nous consta-

tons que le total est largement supérieur au nombre d'œufs mentionné dans la première série:
Série 1: moyenne au 10e jour: 31 à 32 œufs.
Série 2: moyenne au 10e jour: 66 à 67 œufs.

— Une seconde comparaison porte sur les 20 jours suivants, période à la fin de laquelle apparaît la première ouvrière dans la série 1, laquelle coïncide à peu près à l'arrêt de la ponte dans la série 2. Les femelles de cette dernière série finissent toutes par mourir après l'arrêt de la ponte, généralement entre un mois et demi à deux mois après l'essaimage.

— Une troisième comparaison est faite entre la ponte des femelles de la première série depuis le dixième jusqu'au trentième jour; et la ponte des femelles de la deuxième série (quand elle existe) durant cette même période. Nous constatons que la ponte dans la deuxième série est plus élevé que dans la première. Nous pouvons imputer l'infériorité numérique des œufs dans la série 1 aux causes suivantes:

a) Une partie des œufs de la série 1 se transforme, à partir du 10e jour en larves.

b) A la consommation des œufs par les larves.

c) Les femelles de la série 1 en s'occupant des larves, sont portées à pondre moins.

B — *Discussion - Conclusion:*

1) *La disparition des premiers œufs stimule la femelle essaimante à pondre.*

Depuis les travaux de JANET (1906, 1907) il est admis que la femelle fondatrice vit aux dépens des réserves de ses muscles alaires. POLDI (1963) constate chez *Tetramorium caespitum* une utilisation des réserves de graisse et de protéine, car le poids de la jeune femelle tombe rapidemment de 10,8 mg à 5,2 mg. PEAKIN (1965) a fait une constatation similaire chez *Lasius flavus* (in SUDD, 1967).

Plusieurs auteurs ont, par ailleurs, observé l'oophagie de la

fondatrice: MEYER (1927) étudie l'oophagie chez *Messor structor, Formica cinerea,* et des fourmis du genre *Tetramorium.* SOULIÉ (1962) l'observe chez *Crematogaster scutellaris* et TOHMÉ (1972 a) l'étudie simultanément chez *Messor ebeninus* et chez *Crematogaster auberti jehovae.*

Cependant, dans notre étude, nous ne pouvons pas attribuer la différence du nombre d'œufs entre la première et la deuxième série d'expériences à une question d'oophagie. Car les œufs dans la deuxième série d'expériences ne sont enlevés qu'une fois toutes les 24 heures, ce qui laisse à la femelle le temps d'en disposer. Dans notre première comparaison, nous avons d'ailleurs, à dessein, mis en relief les résultats de la période antérieure à l'apparition des larves qui consomment un certain nombre d'œufs et peuvent fausser notre comparaison.

En calculant la moyenne de ponte par femelle et par jour pour les 10 premiers jours nous avons obtenu les résultats suivants:

— femelle de la série 1: moyenne = 3 à 4 w par jour.
— femelle de la série 2: moyenne = 6 à 7 w par jour.

Pour vérifier cette conclusion nous avons laissé, une troisième série d'élevages, évoluer normalement durant 7 jours et nous avons obtenu une moyenne journalière de ponte de 3 à 4 œufs. Le 7^{e} jour nous avons retiré les œufs. Le 8^{e} jour nous avons obtenu une moyenne journalière de 7 œufs. Les jours suivants, ayant laissé les élevages évoluer normalement, le rythme de ponte a repris son cours normal.

Le manque d'œufs stimule donc la ponte.

2) *Dès l'apparition des larves, le rythme de la ponte diminue.*

Ceci s'expliquerait par le fait que la reine se dépense pour soigner les larves. D'ailleurs ceci est confirmé par la reprise de l'augmentation du nombre d'œufs dès l'apparition des premières ouvrières qui prennent soin du couvain et libèrent la reine de cette activité. Chez *Plagiolepis pygmaea* les travaux de PASSERA (1972) ont montré une liaison entre la fécondité de la reine et le nombre d'ouvrières nourrices.

Ce résultat est semblable à un certain point de vue, à celui trouvé chez *Polistes chinensis cantennalis* où la fécondité de la fondatrice baisse à la suite de l'emergence de nouvelles larves (MORIMOTO, 1954).

3) *Les femelles de la 2e série d'expériences qui pondent un plus grand nombre d'œufs pendant les premières semaines de la fondation sont rapidement épuisées.*

Le retard dans la formation de la nouvelle société semble arrêter l'activité fondatrice de la reine. La dissection de plusieurs de ces femelles révèle des ovarioles normalement développés contenant des ovocytes assez évolués. Cet arrêt de ponte est-il physiologique ou social?

L'épuisement de la femelle se traduit:
— par le nombre d'œufs qui diminue jusqu'à s'annuler.
— par la taille des œufs qui regresse au fur et à mesure que l'expérience se prolonge, jusqu'à atteindre des dimensions bien inférieures à la moyenne.

L'épuisement de ces femelles peut être vérifié de la façon suivante: quand nous faisons adopter quinze jours après le début de la ponte, une fondatrice de la 2e série d'expériences, par une cinquantaine d'ouvrières, la femelle reprend graduellement la ponte et atteint le rythme normal grâce à la nourriture et aux soins fournis par les ouvrières. L'accélération du rythme de la ponte des femelles soumises à l'expérience, a sans doute fatigué la reine, mais ce n'est pas une raison suffisante pour que la ponte diminue et s'arrête. Il faudrait trouver une explication sociale à ce phénomène. En étudiant les relations entre couvain et Fourmis adultes, LE MASNE (1953) a montré l'existence de phénomènes d'interattraction pouvant faciliter la cohésion du groupe social et améliorer sa physiologie. Le fait d'enlever quotidiennement les œufs à une fondatrice, a sans doute détruit cette cohésion de la jeune fondation, et par la suite a perturbé sa physiologie. Donc l'arrêt de ponte est en même temps physiologique et social.

3. Étude de l'influence de certains facteurs sur l'évolution du couvain de la femelle isolée

A — *La nourriture de la fondatrice:*

Nous avons voulu savoir si la femelle fondatrice est capable de se nourrir avant l'apparition des premières ouvrières. Pour cela, nous avons mis à sa disposition une nourriture variée, composée de miel, de fragments d'insectes nouvellement tués et de jus sucré. La nourriture était posée sur de petits carrés en papier étain pour empêcher le plâtre d'absorber le liquide nourricier et faciliter l'observation.

Nous n'avons jamais vu la femelle approcher cette nourriture qui, par ailleurs, n'a jamais diminué, bien qu'elle ait été régulièrement changée.

De toute façon, la présence de la nourriture à proximité de certaines fondatrices n'a modifié en rien le rythme de la ponte, la chronologie du développement larvaire et nymphal, ainsi que la taille des œufs et du couvain. Nous pouvons donc conclure que la jeune femelle, comme il est commun chez la plupart des autres fourmis, vit avec son couvain sans approvisionnement extérieur jusqu'à l'apparition des premières ouvrières (Wheeler, 1926). Son seul apport nourricier en cette période est probablement l'oophagie et la larvophagie.

B — *Essais de nourrissage des larves:*

Poldi (1965) a essayé de nourrir des larves de *Tetramorium caespitum* L. Il est parvenu à mener une seule larve jusqu'au stade imago. Colombel (1974) a réussit l'élevage artificiel d'œufs pondus par des reines d'*Odontomachus haematodes* L. Il a pu obtenir des ouvrières et des reines. Nous avons essayé d'en faire de même avec les larves d'*A. frauenfeldi* avant l'apparition des ouvrières, alors que la taille des premières larves est relativement petite — nous nous sommes demandée si une nourriture plus abondante influencerait la taille des larves puis celle des ouvrières.

Dans ce but, nous avons retiré toutes les larves d'une nouvelle fondation. Avec un pinceau très souple, ces larves, au nombre de 7

à 12 par élevage sont déposées sur une lame de verre. Sous binoculaire nous avons retourné les larves sur leur dos en utilisant deux morceaux de papier filtre enroulés pour éviter de les blesser. Un œuf provenant du même nid ou d'un nid différent, est alors placé sur le côté ventral de chaque larve. L'œuf est crevé au préalable; le liquide qui en suinte touche la tête de la larve. Il est facile de constater alors les mouvements d'ingurgitation effectués par les larves. La lame qui supporte les larves est alors couverte d'une boîte transparente contenant un coton, imbibé d'eau. Deux heures après, un autre œuf est présenté à chaque larve. Au total chacune des larves reçoit 4 œufs et après six heures elles sont rendues dans leurs élevages respectifs. Nous avons répété cela dans vingt élevages. Donc l'éloignement des larves de leurs nourrices est de six heures. Cette durée nous a été imposée car ces larves sont envahies rapidement par des moisissures lorsqu'elles sont soustraites aux soins des nourrices même pendant une courte période, et ceci malgré toutes les précautions que nous pouvons prendre. Ainsi peu d'humidité provoque un dessèchement irreversible des larves et dans le cas opposé les moisissures envahissent rapidement, (en 48 heures à peu près) les larves. Nous ne nous trompons pas en affirmant que les larves ont besoin de soins directs, assurés par les nourrices: ces soins se font d'autant plus sentir que les larves sont plus jeunes.

Au cours de cette opération nous nous sommes heurtée à certains problèmes:

a) Alors que les larves L3, L4 et L5 sont capables de sucer le liquide et vident l'œuf plus ou moins rapidement, (nous avons constaté que L4 vidaient l'œuf complètement en 1,50 h. de temps), il n'apparaît pas, sous binoculaire, que les petites larves L1 et L2 absorbent directement le liquide. Ce qui amène à se demander, si l'intervention d'une nourrice n'est pas indispensable pour régurgiter le liquide entre leurs pièces buccales.

b) Souvent la femelle refuse de reprendre son couvain, surtout les L1 et L2 que le liquide nourricier a imprégné abondamment. Les larves complètement abondonnées meurent et sont recouvertes en moins de 48 heures de moisissures.

c) Malgré tous nos soins pour manipuler le plus délicatement

possible, nous n'avons pas pu éviter que certaines larves meurent accidentellement.

Donc pratiquement les larves que nous sommes arrivée à nourrir sont de grandes larves, à partir de L3 seulement, à condition que celles-ci ne soient pas abondonnées par la fondatrice. Sur environ 200 larves au départ, 17 larves nourries alternativement par nos soins et par ceux de la femelle sont arrivées au stade nymphal et 14 de ces cocons ont donné des ouvrières que nous avons mesurées.

Les résultats obtenus sont les suivants:

— Longueur moyenne des cocons nourris: 2,01 mm.
— Longueur moyenne des cocons d'un jeune élevage: 1,80 mm.
— Taille moyenne des ouvrières obtenues: 2,23 mm.
— Taille moyenne des 1^{eres} ouvrières d'un jeune élevage: 2,1 mm.

Nous constatons donc que la taille moyenne des cocons de cette expérience est légèrement supérieure à celle des cocons issus de larves nourries exclusivement par une fondatrice isolée. A leur tour, les ouvrières qui en sortent sont de taille légèrement supérieure à celle des premières ouvrières ordinaires.

De ces résultats relativement faibles en égard aux difficultés de l'expérience nous pourrions néanmoins avancer l'hypothèse que *la nutrition améliore la taille du couvain et des ouvrières.*

Grâce aux soins artificiels assurés aux larves d'*A. frauenfeldi* nous avons pu constater ce qui suit:

a) Quand les larves sont complètement isolées de la fondatrice, l'évolution des larves L3, L4 et L5 a lieu respectivement vers un seul stade supérieur.

b) Les larves nourries alternativement par la reine et par nos soins parviennent à atteindre une taille sensiblement supérieure à celle des larves entretenues exclusivement par la jeune fondatrice.

c) Le stade nymphal obtenu artificiellement, de même que les cocons que l'on retire d'un élevage, ne peuvent pas survivre loin des nourrices, même en leur assurant les conditions d'humidité et de température que nous avons jugées nécessaires.

d) Les soins de la nourrice (fondatrice et ouvrières) sont

indispensables au développement des larves et notre intervention bien qu'efficace, sur l'augmentation de la taille, n'a pas pu complètement remplacer la fondatrice. Il semble que dans les sociétés évoluées des fourmis, la présence des nourrices soit fondamentale pour mener à bien la fondation.

C — *Influence de l'importance numérique des larves*:

Rappelons que:

a) A. frauenfeldi est monomorphe bien que la taille des ouvrières oscille entre 1,8 mm et 2,8 mm.

b) Les premiers œufs de la fondatrice sont de taille supérieure aux œufs pondus ultérieurement.

Ayant toujours constaté que les larves, les cocons et les premières ouvrières issus des premiers œufs pondus par la femelle fondatrice, sont d'une taille plus petite que celle d'un élevage déjà prospère, nous avons voulu étudier l'influence des soins prodigués par la femelle à ses larves, lorsque le nombre de celles-ci varie. Généralement le nombre de larves présentes dans une jeune fondation avant l'apparition des ouvrières est environ de dix.

Y a-t-il une relation entre le nombre de larves, et les soins assurés par la fondatrice, relation qui influencerait la taille des larves? Qu'arriverait-il par exemple, si on ne laisse à la jeune reine que deux larves seulement?

Pour répondre à ces questions nous avons, dans 10 jeunes élevages, retiré la majorité des larves ne laissant que *2L1* et les œufs. Voici en exemple l'évolution d'un des 10 élevages étudiés:

Femelle ramassée et mise en élevage le 17.6.75.

18-6: 2 w.
23-6: 31 w.
25-6: 30 w + 7L1 (nous avons retiré 5L1 définitivement).
26-6: 18 w + 2L2 + (5L1 retirées définitivement).
29-6: 12 w + 2L4 + (3L1 retirées définitivement).
30-6: 12 w + 2L5.
1-7: 21 w + 1 cocon (1L5 est morte).
12-7: 5 w + 1

Nous avons mesuré la ou les deux premières ouvrières de chaque élevage:

— Longueur moyenne des 2 premières ouvrières (dans une jeune fondation): 2,10 mm.
— longueur moyenne des 2 premières ouvrières dans l'expérience présente: 2,24 mm.
— longueur moyenne des ouvrières dans un élevage âgé: 2,37 mm.

Bien que les premiers œufs soient de grande taille, les premières ouvrières d'un jeune élevage sont de taille inférieure à la moyenne.

En réduisant artificiellement chez un jeune élevage le nombre de larves, la reine soigne mieux et nourrit plus ses autres larves ; ce qui se traduit par des individus ayant une taille plus importante. TOHMÉ (1972 a) et PASSERA (1972) ont montré respectivement chez *Messor ebeninus* et chez *Plagiolepis pygmaea* que plus le couvain dont dispose une société est important et plus les soins et la nourriture dont dispose chaque individu de la société sont partagés. En réduisant expérimentalement les larves soignées par une fondatrice isolée de *M. ebeninus*, TOHMÉ *(op. cit.)* est parvenu à obtenir chez cette espèce polymorphe des ouvrières *media*.

D — *Influence de la température sur la ponte de la femelle isolée :*

La température est un facteur important influençant le déroulement du cycle biologique d'*A. frauenfeldi*. Les femelles ailées sont fécondées en juin-juillet alors que la température moyenne est de 26°-27° C.

La ponte commence le premier, le deuxième ou le troisième jour qui suit la fécondation. Pour pondre, ces femelles sont placées en laboratoire dans des conditions thermiques identiques à celles que l'on rencontre à la même époque dans la nature. Nous avons voulu voir par la suite, l'influence exercée par des températures plus basses ou plus élevées sur le rythme de cette ponte. Pour cela nous avons placé durant 4 semaines des lots de 5 femelles essaimantes à 12°, 17°, 20°, 26° et 33° C.

Les températures choisies sont dans les limites des températures que supportent normalement nos fourmis.

Discussion des résultats :

a) A 12°C les femelles ne pondent pas et ne tardent pas à mourir.

b) A 17°C la ponte est arrêtée. Bien que deux femelles aient pondu un œuf chacune, et une autre trois œufs, il semblerait que ces œufs étaient déjà prêts à être pondus avant la mise des femelles à 17°C. La ponte a eu lieu peu de temps après leur installation à cette température, quand la température interne de l'insecte n'avait pas encore baissé. Par la suite il n'y a plus eu de ponte. Toutes les femelles mortes ont été disséquées, elles étaient toutes fécondées et leurs ovarioles montraient des ovocytes bien développés comme dans le cas d'une femelle pondeuse. Nous avons mesuré les grands ovocytes de ces femelles, la longueur moyenne était de 0,52 mm, alors que la longueur moyenne des œufs pondus par une femelle essaimante en laboratoire durant les deux premiers jours de la ponte est de 0,59 mm.

Ainsi ces ovocytes étaient mûrs et prêts à se transformer en œuf. *Seule la baisse de la température a empêché la ponte.* Nous remarquons un taux de mortalité parmi les fondatrices exposées à 17°C légèrement supérieur à celui observé dans nos élevages ordinaires.

c) A 20°C la ponte est très faible. La femelle ne s'occupe pas de ses œufs et les délaisse. En tout cas, le développement larvaire dans les cinq nids n'a pas eu lieu ; ceci est dû à la basse température et au manque de soins prodigués par la reine.

d) A la température de 26°C les femelles pondent, soignent leur couvain qui évolue rapidement et quatre semaines après, les premières ouvrières apparaissent.

e) A 33° la femelle essaimante pond et les œufs se transforment en larves, mais celles-ci semblent mal supporter cette température et meurent assez fréquemment. Les larves qui survivent et parviennent à atteindre la nymphose, supportent mieux cette température élevée, et continuent sans pertes notables leur développement. La mortalité parmi les femelles est assez élevée: 33°C est en somme une température peu favorable à la jeune reine mais surtout aux larves.

Les conditions dans lesquelles ces expériences ont été menées, s'éloignent de celles observées dans la nature: nos fourmis sont soumises à des températures constantes tout au long de ces expériences, tandis que dans la nature cette température subit une variation journalière et une variation mensuelle. Cette variation peut favoriser la ponte et la réussite de la fondation. Notons cependant, que dans le sol où se cachent les fondatrices, la température est plus ou moins constante; ceci rapproche nos conditions expérimentales de la réalité.

Au cours de diverses expériences, plusieurs auteurs ont noté l'influence de certaines températures sur la ponte. C'est ainsi que dans une étude sur le polymorphisme de *Leptothorax nylanderi*, PLATEAUX (1971) expérimente l'action de la température sur le déterminisme d'élevage de larves géantes. Il observe entre autre, que les basses températures retardent la ponte «la température de 26°C ne favorise pas plus cette ponte que celle de 24°C, semble-t-il, les températures plus élevées paraissent néfastes à l'éclosion des jeunes larves».

Nous pouvons donc conclure, qu'il existe une température qui favorise une meilleure ponte; cette température se situe autour de 26°-27°C. Cette température est celle que l'on rencontre couramment durant les mois de juin-juillet.

E — *Influence des ouvrières d'adoption sur la ponte et le développement larvaire d'une jeune fondation:*

L'adoption d'une femelle d'*A. frauenfeldi*, par un petit groupe d'ouvrières de la même espèce est possible sous certaines conditions (H. et G. TOHMÉ 1975 b). Nous avons fait adopter de jeunes femelles par des groupes d'ouvrières. Dans les élevages où l'adoption a réussi, et en fonction du nombre d'ouvrières adoptées, nous avons étudié la ponte, le développement larvaire et nymphal quantitativement et qualitativement durant les quatre premières semaines de la vie de la femelle.

1) *Technique et marche de l'expérience.*

Des femelles essaimantes sont capturées le jour du vol nuptial

et installées séparément dans des nids du type Janet. Chaque nid est relié par un tube en matière plastique à un deuxième nid où sont installées les ouvrières et leur nourriture.

Lorsque les ouvrières sont introduites brusquement dans la boîte où se trouve la reine, nous risquons de provoquer une course désordonnée des ouvrières et de la reine; celle-ci, faisant figure d'ennemi est attaquée puis amputée par les ouvrières qui finissent souvent par la tuer. Par contre si la manipulation est faite progressivement, l'adoption a des chances de réussir et c'est à partir de cette expérience que nous pouvons travailler.

Pour que l'adoption ait des chances de réussir les ouvrières doivent remplir les conditions suivantes:

— Être orphelines depuis quinze jours au moins.
— Ne pas avoir du couvain.
— Être abondamment nourries.
— Être en nombre inférieur à 200.

Dès le premier jour ou deux ou trois jours plus tard au maximum, la femelle est découverte par une ouvrière. L'agressivité qui pourrait alors se manifester ne tarde pas à disparaître en un ou deux jours, et tout le groupe, petit à petit, se déplace, entoure la reine et l'adopte.

Pour cette étude nous avons installé:

5 femelles avec deux ouvrières chacune.
5 femelles avec dix ouvrières chacune.
5 femelles avec cinquante ouvrières chacune.
5 femelles avec cent ouvrières chacune.

2) *Résultats.*

La ponte dans ces différents élevages est strictement due à la femelle, les ouvrières ne pondent pas, quand elles sont en présence de celle-ci, comme nous le verrons plus loin.

a) Cas de l'adoption d'une femelle par deux ouvrières:

Chaque fois que nous avons essayé d'isoler deux ouvrières pour qu'elles adoptent une reine, nous avons constaté les faits suivants:

— Les deux ouvrières ne vivent pas longtemps: généralement l'une et l'autre meurent avant la fin de la troisième semaine.
— Elles n'attaquent jamais la reine, et ne s'intéressent pas à elle. Les deux ouvrières ignorent totalement la femelle et son couvain.
— Ces ouvrières ne se recherchent pas et ne se groupent pas comme c'est le cas quand elles sont un peu plus nombreuses. Nous verrons, par ailleurs que le nombre social des ouvrières est de 6. Des groupes d'ouvrières formés de 2 à 5 individus ne survivent pas longtemps.
— La nouvelle fondation dans ce cas ne subit pas l'influence des deux ouvrières et évolue alors comme si la femelle était complètement isolée. C'est pour cela que nous n'avons pas rapporté les résultats obtenus dans notre tableau car ces résultats ne sont pas influencés par la présence des ouvrières.

b) Cas de l'adoption d'une femelle par 10 ouvrières:

La découverte et l'adoption de la femelle se fait au cours de la première semaine. Elle est alors soignée par les ouvrières ainsi que son couvain. Si nous comparons ces élevages avec ceux d'une femelle isolée, nous constatons qu'au cours de la première semaine, le nombre d'œufs est relativement le même. Ceci peut être expliqué comme suit:

— Il faut presque une semaine pour que l'adoption ait lieu; donc l'influence des ouvrières durant cette première semaine est pratiquement nulle.
— Durant la deuxième et la troisième semaine, le nombre total des larves et des cocons est légèrement supérieur au couvain d'une femelle seule. Ceci est probablement dû aux soins des ouvrières qui arrivent à maintenir un grand nombre de larves en vie.
— Durant ces mêmes semaines, le nombre d'œufs présents est relativement identique à celui d'une femelle seule.
— Les cocons ont un aspect plus soigné que ceux d'une femelle seule, les ouvrières les lèchent, les portent et les

retournent souvent, les changeant, de temps en temps de place.

— Dès leur naissance les premières ouvrières sont mesurées. Nous avons alors constaté que leur longueur moyenne est de 2,30 mm. Elle est supérieure à celle des premières ouvrières d'une femelle seule (2,10 mm) et se rapproche de la moyenne générale des ouvrières d'une grande société qui est, rappelons-le, de 2,38 mm.

— L'évolution chronologique de l'éclosion de l'œuf et du développement larvaire et nymphal est identique à celle du couvain d'une femelle seule.

c) Cas de l'adoption d'une femelle par 50 ouvrières puis par 100 ouvrières:

Les résultats obtenus sont les mêmes que pour le cas d'une adoption d'une femelle par une dizaine d'ouvrières. Donc il suffit que le nombre d'ouvrières soit suffisant (10 ou plus) pour que le couvain soit un peu plus soigné. Un nombre plus grand d'ouvrières ne semble pas améliorer nécessairement, le sort de la fondation.

3) *Discussion-Conclusion:*

Nous avons étudié ailleurs l'adoption, ses conditions de réussite et le taux d'échecs possibles. Nous n'avons donc pas considéré dans cette partie du chapitre, les phénomènes se rapportant à l'adoption à proprement parler. Par contre nous nous sommes intéressée uniquement aux adoptions réussies d'une femelle essaimante par une dizaine d'ouvrières au moins.

Nous pouvons alors conclure que:

a) L'adoption d'une femelle essaimante par un groupe d'ouvrières, influence le développement larvaire et nymphal en l'améliorant: les premières ouvrières qui naissent sont moins chétives et plus grandes que celles d'une femelle solitaire.

b) Le nombre minimum d'ouvrières nécessaires pour la réussite de l'adoption est 10. Pour un nombre inférieur à cinq, la fondation se passe comme si la fondatrice était absolument isolée. On a l'impression que 10 ouvrières présentent entre elles et

envers la femelle et son couvain, une interaction sociale qui disparaît dans un groupe inférieur à cinq individus. Dix est le nombre social nécessaire (mais pas toujours suffisant) pour que les ouvrières favorisent une fondation chez *A. frauenfeldi.*

c) Remarquons cependant que la présence des ouvrières ne semble pas modifier le rythme de ponte de la femelle, surtout au début de la fondation et rappelons que la femelle inhibe la ponte des ouvrières.

d) Comparant l'état de la fondation entre une femelle isolée et une femelle accompagnée d'ouvrières nous remarquons, pour la période qui s'étend entre la deuxième et la quatrième semaine, ce qui suit:

— Les échecs dûs à la mortalité de la reine sont plus importants dans la fondation solitaire (34%) que dans la fondation accompagnée (26%).

— Dans la fondation avec ouvrières, le nombre de larves est plus important. Nous pensons que ceci est dû au fait que les ouvrières nourrissent la reine qui épargne alors les larves et les œufs. Cette alimentation par l'intermédiaire des échanges trophallactiques est courante chez les Fourmis.

e) L'adoption multiplie donc les chances de réussite de la fondation et démontre une fois de plus que dans la fondation indépendante la réussite ou l'échec d'une fondation revient essentiellement à l'état physiologique de la fondatrice qui supporte toute seule la responsabilité de fonder une nouvelle société.

Dans les travaux de PLATEAUX (1970 et 1971) sur *Leptothorax nylanderi,* l'auteur a relevé l'influence des ouvrières sur l'évolution de colonies normales, capturées dans la nature à la fin de l'hiver, et comprenant chacune une reine féconde, des ouvrières et des larves de diverses tailles relativement petites. Il n'a pas pu étudier des sociétés provenant de fondatrices solitaires; donc il a été amené à étudier le cycle initial des reines accompagnées d'ouvrières, en utilisant des colonies sortant d'hibernation. Les ouvrières accompagnatrices sont d'un âge et d'un nombre bien déterminé; la reine peut être âgée d'une année ou plus. Parmi les

résultats qu'il a trouvés, certains se rapportent à la tolérance ou à l'intolérance des ouvrières envers la reine, ou à l'évolution de sa descendance. D'autre part, il remarque que «les groupes à ouvrières jeunes élèvent nettement plus de couvain que les autres» et que «les ouvrières jeunes sont, pour une jeune fondatrice, de meilleurs acolytes que les vieilles»... *«Cependant la compagnie d'ouvrières âgées est, plus que la solitude, favorable à la reproduction d'une jeune reine,* ainsi faute de mieux, des ouvrières âgées valent mieux que la solitude.» Nos résultats sur *A. frauenfeldi* confirment donc ceux de PLATEAUX (*op. cit.*)

De cette étude il faut tirer et mettre en relief la conclusion principale suivante: dix à cent ouvrières peuvent adopter une fondatrice. Ce nombre améliore la «qualité» de la fondation, (larves et cocons plus soignés, ouvrières-filles plus grandes) qui réussit mieux. *Il ne semble pas que ce nombre agit, au cours des cinq premières semaines de la fondation, sur la fécondité et le rythme de la ponte de la jeune reine.*

4. POSSIBILITÉS DE POLYGYNIE

A — *Introduction:*

Les auteurs qui ont observé cette Fourmi en Afrique du Nord et plus particulièrement BERNARD *(vide supra)* et DÉLYE *(vide supra)* ont insisté sur le fait que les sociétés d'*A. frauenfeldi* sont polygynes; tandis qu'au Liban, d'après nos multiples observations, elles sont plutôt monogynes. Il se peut qu'à l'image de *Polistes gallicus,* citée par RICHARDS et RICHARDS (1951), il existe chez les *A. frauenfeldi* africains, une sous-espèce géographique dont la fondation est réalisée par plusieurs reines. En effet de ce point de vue *Polistes gallicus* présente des différences biologiques selon la distribution géographique de l'espèce: vers la limite nord de son domaine en Europe, les femelles isolées de ces Polistes fondent le nid; en Italie et dans le Midi de la France la fondation est assurée par plusieurs femelles en même temps; en Afrique du Nord ces femelles essaiment avec des ouvrières.

De même PASSERA (1969 a) et POLDI (1970) trouvèrent de ce

point de vue des différences entre le mode de fondation des *Plagiolepis pygmaea* italiens et français.

Nous avons constaté la monogynie dans la grande majorité des fourmilières (98%) déterrées depuis 1968. Dans un seul cas, une fourmilière abritait trois reines à la fois; et dans 2% des cas il y avait deux reines.

Ces pourcentages sont assez proches de ce que HEADLEY (1949) et TALBOT (1951) trouvèrent chez *Aphaenogaster rudis* où sur plusieurs nids déterrés par leurs soins, une forte proportion contenait une reine chacun, et 4% à peu près des nids hebergeaient chacun deux reines. D'autres cas d'oligogynies sont cités chez *Lasius flavus* (WALOFF, 1957) et chez *Prenolepis imparis* (TALBOT, 1943).

Dans le but d'élucider ce problème d'oligogynie chez nos fourmis, nous avons tenté en laboratoire la fondation à partir de deux, de trois, ou de plusieurs reines essaimantes. Ce sont les résultats de ces expériences que nous exposons dans les paragraphes suivants:

B — *Expériences avec deux reines:*

Au lendemain d'un vol nuptial qui se situait le 29 juin à Rayak (850 m d'altitude au centre de la Békaa) nous avons installé dans 10 nids artificiels des femelles essaimantes, à raison d'une paire par nid. Dès le premier instant les partenaires se sont bien tolérées. Cette entente a persisté au cours de la ponte et du développement larvaire et nymphal.

La moyenne du nombre d'œufs (47 œufs la première semaine) est supérieure à celle que nous avons observée dans les élevages monogynes, ceci nous porte à croire que *les deux partenaires ont participé à la ponte* quoique souvent les œufs se trouvent en un seul paquet. Les soins prodigués au couvain semblent être également partagés par les deux femelles.

Dès l'apparition des trois ou quatre premières ouvrières, *une certaine hostilité envers une femelle se manifeste chez ces ouvrières.* Celles-ci attrapent avec leurs mandibules les appendices de la femelle provoquant soit sa fuite et son isolement, soit sa

mutilation et sa mort. On voit souvent les ouvrières ramener leur abdomen en avant pour projeter sur leur victime une goutte de liquide, comme on l'observe dans les combats de certaines fourmis ennemies.

C — *Expériences avec plusieurs reines :*

Parallèlement aux expériences précédentes nous avons installé:

— 5 nids contenant chacun 3 reines.
— 2 nids contenant chacun 4 reines.
— 2 nids contenant chacun 5 reines.
— 2 nids contenant chacun 10 reines.
— 1 nid contenant 15 reines.

Cette dernière expérience a pour but de reproduire en laboratoire ce qui se produit parfois dans la nature où il nous est arrivé de ramasser le jour de l'essaimage des groupes de reines réfugiées dans un coin commun.

Nous avons constaté les faits suivants:

— Le nombre d'œufs pondus augmente en fonction du nombre de reines: donc toutes les femelles participent à la ponte.
— Les reines groupées ont une fécondité plus élevée: c'est sans doute un effet de groupe, tel que cet effet est défini par GRASSÉ (1952 et 1958).
— Les femelles restent groupées, aucune d'elles ne présente un territorialisme particulier.
— Aucune hostilité apparente ne se manifeste entre les pondeuses.
— Toutes les partenaires participent aux soins du couvain.
— La mortalité parmi ces femelles est très faible avant l'apparition des ouvrières.
— Une manifestation d'hostilité se fait remarquer dès l'apparition des premières ouvrières; les ouvrières en effet, s'attaquent à certaines femelles.
— Deux à trois jours après l'apparition des premières ouvrières, des femelles mutilées ou tuées sont observées.

— Les reines qui parviennent à s'isoler en relativement bon état, échappent à ces attaques et recommencent à pondre et à avoir des larves. Dans le cas où le nid artificiel est rattaché à d'autres boîtes, les femelles isolées sont sauvées et parviennent à fonder une autre société.
— Dans deux cas, deux reines sont parvenues à rester unies et à fonder ensemble une nouvelle société qui a évolué rapidement dans une entente parfaite. Dans ces deux cas il y avait à l'origine quatre reines dans un nid et cinq reines dans l'autre. Les premières ouvrières sont parvenues à éliminer les femelles surnuméraires et à réduire ce nombre à 2.

D — *Discussion-Conclusion :*

Le cas de la monogynie que nous venons d'envisager, nous amène à faire une revue des différents degrés de monogynie et de polygynie que l'on rencontre chez les fourmis. Nous prendrons en considération ici, les aspects du problème au moment de la fondation de la société, tout en laissant l'étude des différents cas d'adoption, par une société déjà établie, à une autre partie de ce travail.

Plusieurs degrés d'association entre fondatrices existent chez les fourmis.

a) Type de monogynie absolument stricte où les femelles essaimantes s'isolent et ne tolèrent jamais, à aucun moment, la présence d'une fondatrice associée: c'est le cas des femelles provenant d'essaimages différents et étudiés par TOHMÉ (1972 a) chez les *Messor* du groupe *semirufus* au Liban et de *Lasius niger* cité par WALOFF (1957) qui sont agressives dès le début de la fondation et se battent jusqu'à la mort.

b) Type de monogynie où des femelles fondatrices provenant probablement d'un même nid d'origine s'associent temporairement jusqu'à l'apparition des premiers œufs: (cas de femelles sœurs de *Messor ebeninus* (TOHMÉ, *op, cit.*) provenant d'un même nid d'origine) ou des premiers cocons (cas de *Lasius flavus* étudié par WALOFF 1957) ou des premières ouvrières. Pour ce

dernier cas WILSON (1971) rapporte avoir reçu de MULLIN une communication personnelle l'informant que les reines de *Solenopsis saevissima* se battent jusqu'à la mort après l'apparition de la première ouvrière.

c) Type d'oligogynie représenté par des espèces monogynes dans la majorité de leurs nids mais qui sont occasionnellement digynes. Nous ne savons pas si ces espèces sont digynes dès la fondation où si une société déjà développée a pu adopter une autre femelle: tel est le cas d'*Aphaenogaster rudis* (HEADLEY 1949 et TALBOT 1951) et de *Prenolepis imparis* (TALBOT 1943).

D'après nos recherches nous classons dans ce type la Fourmi *Acantholepis frauenfeldi* du Liban et de la Syrie, tout en précisant qu'aussi bien dans la nature que dans les élevages artificiels, nous avons rencontré entre 2 à 3% de nids digynes.

d) Type de polygynie rencontré chez les *Messor* du type *structor* du Liban (observation personnelle) et chez d'autres fourmis communes au Liban: *Tapinoma simrothi phaenicium, Monomorium venustum* (observation personnelle), *Plagiolepis pygmaea* PASSERA (1963) *Plagiolepis pallescens ancyrensis* TOHMÉ (1969 a).

La polygynie est contrôlée par la reine chez la plupart des insectes sociaux ou par les ouvrières. Chez les Abeilles, DARCHEN et LANSKY (1963) ont montré que lorsque des reines habitant une même ruche sont amputées de leur aiguillon de telle façon qu'elles ne parviennent plus à s'entretuer, les ouvrières attaquent alors et repoussent les reines surnuméraires.

Chez les termites LÜSCHER (1952) est parvenu à obtenir au laboratoire des femelles pondeuses additionnelles. Elles ont été rapidement massacrées et mangées par les ouvrières.

Chez les fourmis, l'addition à une colonie complète d'une autre colonie ou de jeunes femelles essaimantes provoque, après un temps limité, la destruction des reines surnuméraires par les ouvrières. Il en fut ainsi chez *Crematogaster scutellaris*, étudiée par BARONI-URBANI et SOULIÉ (1962), chez *Solenopsis saevissima*, étudiée par WILSON (1966).

Pour *Acantholepis frauenfeldi, ce sont les premières ouvrières*

d'une nouvelle fondation qui contrôlent la monogynie en s'attaquant aux reines surnuméraires pour n'en garder qu'une.

On est amené à se poser les deux questions suivantes:

— Quel avantage tire la société d'une association de plusieurs fondatrices?

— Quels sont les facteurs qui déterminent l'élimination d'une reine plutôt que d'une autre?

1) *Avantages d'une fondation entamée par plusieurs femelles.*

Nous avons vu plus haut que des reines groupées d'*A. frauenfeldi* pondent plus d'œufs que des reines isolées à l'instar des résultats obtenus par STUMPER (1962) et BENOIS (1969) chez *Camponotus vagus*. Nous savons déjà que les fondatrices s'adonnent à l'oophagie pour survivre. Nous pensons donc que les reines qui fondent en groupe une société sont avantagées par le nombre plus élevé d'œufs mis à leur disposition, ce qui se traduit par une meilleure survie des élevages expérimentaux ayant démaré avec plus qu'une fondatrice.

En conclusion, l'association temporaire de fondatrices, chez les *A. frauenfeldi* du Liban, leur donne un avantage sur les fondations avec reines isolées. Nous confirmons par là, les résultats obtenus par WALOFF (1957) chez *Lasius flavus* et par WILSON (1966) chez *Solenopsis saevissima.*

2) *Facteurs conduisant à l'élimination d'une reine déterminée.*

Les expériences que nous avons entreprises ont montré que lorsqu'une fondation est menée par deux reines, les deux pondent en même temps et leurs ovaires sont également développés, (contrairement à ce que BUSCHINGER (1967) a rencontré chez *Leptothorax gredleri* où l'une des femelles concurrentes est seule pondeuse.) Également les deux reines ne présentent aucune manifestation de territorialisme. Nous ne savons pas si les premières ouvrières sont issues d'une reine plutôt que d'une autre. De même que nous ne pouvons pas affirmer que les ouvrières proviennent également des deux reines. Mais nous pouvons supposer sans beaucoup nous tromper, que parmi les premières ouvrières, il y aurait un groupe un peu plus important

provenant plutôt d'une reine que de l'autre et c'est ce groupe là qui manifeste le premier une hostilité envers la reine qui n'est pas sa mère.

Nous pensons que cette hostilité est due à une question d'odeur intercoloniale différente (SOULIÉ 1960 et WILSON 1963 et 1965) qui serait apparue dès la formation d'un premier groupe de 3 à 5 ouvrières.

Comment expliquer alors les quelques cas de polygynie rencontrée chez nos Fourmis? Les facteurs qui permettent l'oligogynie n'ont pas été étudiés chez la plupart des espèces (WILSON 1971). Nous pensons que deux premiers groupes d'ouvrières d'égale importance se forment en même temps. De deux choses l'une: ou bien l'hostilité réciproque s'égalise et ses effets s'annulent par l'effet d'une odeur intercoloniale égale qui imprègne également les individus des deux colonies; ou bien les deux reines avec leurs descendants se séparent et scindent la fondation d'origine en deux.

Notons pour terminer que les deux reines gardent dans tous les cas et à tout moment une passivité absolue entre elles et envers les ouvrières.

5. BIOLOGIE DE LA FEMELLE NON FÉCONDÉE

A — *Introduction :*

Nous ne pouvons terminer l'étude de la jeune fondatrice sans mentionner la biologie de la femelle non fécondée.

Plusieurs auteurs se sont intéressés à la biologie des femelles ailées et vierges.

PLATEAUX (1970) compare chez *Leptothorax nylanderi* les effets du groupement chez les femelles groupées non fécondées et les femelles solitaires non fécondées. Il trouve que le groupement favorise la ponte.

TOHMÉ (1972 a) arrive à des résultats similaires en étudiant la fécondité des femelles vierges de *Messor ebeninus* et de *M. semirufus* groupées par 2 ou 3 individus. Il constate un retard dans la ponte de cette espèce semblable à celui de *L. nylanderi.*

Également, cet auteur montre que les femelles vierges, tout comme les ouvrières se nourrissent, émettant abondamment des œufs ayant la possibilité d'évoluer en mâles, et se tolèrent après la ponte, contrairement aux femelles fécondées.

WILSON (1971) trouve que les reines vierges des fourmis passent une existance parasite dans le nid jusqu'au vol nuptial. Leur comportement social est limité à des soins mutuels et à des échanges alimentaires. D'ailleurs le comportement des femelles vierges et celui des ouvrières sont d'autant plus proches que la taille de ces deux castes est semblable. L'auteur s'est basé sur les travaux de FOREL (1928) et de LE MASNE (1953) qui l'ont observé chez des espèces de *Leptothorax, Tapinoma, Hypoponera, Myrmica...*

B — *Expériences d'élevages artificiels :*

Pour mener à bien notre étude, nous avons entrepris une série d'expériences que nous avons répété durant trois ans. Pour ces expériences, nous avons installé les différents groupes d'individus dans des nids artificiels du type Janet avec une nourriture adéquate. Ces groupes sont partagés comme suit:

- Des groupes formés chacun de quelques femelles vierges avec un petit nombre d'ouvrières.
- Des groupes formés chacun de quelques femelles vierges accompagnées d'un grand nombre d'ouvrières.
- Des groupes formés chacun d'une femelle ailée accompagnée d'un petit nombre d'ouvrières.
- Des groupes formés chacun d'une femelle ailée avec un grand nombre d'ouvrières.
- Plusieurs femelles vierges vivant en groupes de 2 — 5 — 10 et 20 individus.
- Vingt femelles ailées isolées.

Remarque :

Nous avons vérifié, par la microdissection réalisée après leur mort, que toutes les femelles utilisées étaient sans exception non fécondées.

Toutes ces expériences comme la date l'indique ont eu lieu durant la période d'essaimage dans la nature d'*A. frauenfeldi* et ceci pour s'assurer que les femelles utilisées sont mûres sexuellement.

C — *Résultats obtenus:*

1) *Cinq ou six femelles ailées accompagnées de 15 à 20 ouvrières.*

Seul ce cas est différent des autres, parce qu'il nous a permis d'observer la ponte de la femelle vierge comme l'illustre l'exemple suivant:

16-5-74: Nous avons installé dans un nid artificiel 5 femelles ailées, écloses dans un de nos élevages, avec 18 ouvrières de ce même élevage.

24-6-74: Présence d'œufs + ♀ ailées + 13 ☿

26-6-74: 26w + 5 ♀ ailées + 12 ☿

3-7-74: 60w + 5 ♀ ailées + 12 ☿

Les œufs ayant été mesurés, il est apparu que leur taille était différente de celles des œufs d'ouvrières et identique à celle des femelles fécondées.

25-7-74: plus de 100w + 5 ♀ ailées + 8 ☿

1-8-74: plus de 100w + 4 ♀ ailées + 7 ☿

Après dissection de la femelle morte, nous constatons qu'elle n'a pas été fécondée.

Nous avons observé qu'une femelle régurgite à une autre comme font les ouvrières.

6-8-74: 120w + 4 ♀ ailées + 6 ☿

7-8-74: Nous avons observé une femelle ailée pondre un œuf.

9-8-74: w > 100 dont quelques uns de petite taille + 4 ♀ ailées + 6 ☿

(L'origine et la destinée des petits œufs seront étudiées plus loin).

17-8-74: Quelques œufs sont déssechés et le nombre des œufs diminue.

21-8-74: 60^{me} d'w + 4 ♀ ailées + 6 ☿

26-8-74: Quelques œufs sont desséchés. 6o^{ne} d'w + 3 ♀ ailées + 6 ☿. La femelle morte est disséquée: ses ovaires sont très développés, identiques à ceux d'une femelle pondeuse. La spermathèque ne contient pas de spermatozoïdes.

30-8-74: 44w + 3 ♀ ailées + 6 ☿ + quelques œufs desséchés.

9-9-74: 2 ♀ ailées + 5 ☿ + 12w dont la majorité est desséchée. Les résultats de la dissection prouvent que la femelle morte n'avait pas été fécondée.

13-9-74: 25w + 2 ♀ ailées + 5 ☿

4-10-74: 30w + 1 ♀ ailée + 5 ☿ . D'après la dissection la femelle n'était pas fécondée.

20-11-74: 21w + 1 ♀ ailée + 5 ☿

11-12-74: Ow + 1 ♀ ailée + 5 ☿

4-1-75: Ow + 1 ♀ ailée + 3 ☿

30-1-75: la femelle est morte, elle aussi n'était pas fécondée.

Cette expérience fut recommencée en 1975, au moment de l'essaimage sur de nombreux exemplaires, et les résultats furent proches de ceux de l'exemple ci-dessus. Sur la base des observations qui suivent, nous affirmons que les femelles vierges sont capables de pondre:

— L'observation directe d'une femelle en train de pondre, elle a mis cinq minutes à peu près pour déposer un œuf.
— Les femelles vierges pondeuses ont des ovaires très développés (25 ovarioles dans chaque ovaire) contenant de grands ovocytes.
— La taille et la forme des œufs sont identiques à celles des femelles fécondées.
— Toutes ces femelles ont leur spermathèque vide, donc elles ne sont pas fécondées.

Remarques:

— Entre l'éclosion de la femelle ailée et la ponte s'écoule une période de 40 jours en moyenne.
— Les œufs des femelles vierges se reconnaissent à leur grande taille. Ils n'ont pas évolué.
— Les femelles vierges n'ont pas subi l'autotomie alaire.

2) *Cinq ou six femelles ailées avec une cinquantaine d'ouvrières.*

Nous avons constaté une ponte abondante due aux ouvrières. Elle a donné, après évolution, uniquement des mâles. Nous sommes enclins à attribuer cette ponte aux ouvrières, car la mensuration des œufs est significativement différente de la mensuration et de la forme des œufs d'une femelle; pourtant nous n'éliminons pas totalement la possibilité d'une ponte des femelles ailées; auquel cas nous pouvons supposer que les œufs de ces femelles ont dû être consommés en premier, par les ouvrières ou les larves.

3) *Une femelle ailée accompagnée de 5 à 10 ouvrières.*

Les élevages ont péri sans aucune ponte. En comparaison avec le cas précédent, on s'attendait à une ponte des ouvrières. L'échec peut être attribué à la mort de quelques ouvrières ce qui a abaissé le nombre social requis pour observer une ponte.

4) *Une femelle ailée avec une cinquantaine d'ouvrières.*

Nous avons observé dans cet élevage des œufs dont la taille caractérise les œufs d'ouvrières. Le développement de ces œufs a donné naissance exclusivement à des individus mâles.

5) *Deux ou plusieurs femelles ailées.*

On trouve dans les fourmilières naturelles des femelles ailées durant la période qui s'étend de mai à juillet. Installées dans des nids artificiels, aucune ponte n'a été observée.

6) *Femelles ailées solitaires.*

Aucune n'a pondu. Elles ont vécu entre un et 30 jours. Les résultats ici ont montré que la survie est légèrement inférieure à celle du cas précédent.

D — *Conclusions :*

a) Les femelles vierges d'*A. frauenfeldi,* groupées ou isolées ne pondent pas et meurent dans un délai plus ou moins bref contrairement aux *Messor* du groupe *semirufus* (observation

personnelle) et (TOHMÉ, 1972 a) et à *Leptothorax nylanderi* (PLATEAUX, 1970).

b) En présence d'un nombre élevé d'ouvrières, on n'a pas constaté la ponte de la femelle vierge qui les accompagne. De 2 choses l'une:

— ou bien elle a pondu et ses œufs ont été consommés;

— ou bien elle n'a pas pondu car les ouvrières l'ont négligée pour s'occuper de leur propre ponte; les ouvrières pondent en présence des femelles vierges et leur ponte évolue en mâles.

c) Nous supposons que les femelles vierges non accompagnées d'ouvrières ou négligées par celles-ci, ne parviennent pas à s'approvisionner toutes seules, et de ce fait, par manque d'alimentation ne pondent pas et meurent.

d) Pour pondre, la présence de quelques ouvrières est nécessaire. Si le nombre d'ouvrières est suffisant, sans pour autant être très important (7 à 10 ouvrières pour chaque femelle), celles-ci s'occupent des femelles. De plus, étant groupées en petit nombre, les chances de ponte des ouvrières diminuent.

e) La ponte des femelles vierges, (lorsqu'elle a lieu) est tardive, c'est-à-dire qu'elle n'a lieu que 40 jours au moins après leur naissance: c'est une période de maturité sexuelle, probablement non atteinte par les femelles vierges, isolées ou groupées. D'ailleurs, la dissection de ces femelles, pratiquée deux à cinq semaines après leur naissance, a montré que les ovaires sont peu développés et les ovocytes à peine visibles. Par contre la dissection des femelles ayant pondu, révèle des ovarioles contenant des ovocytes bien développés. *Donc pour pondre, les femelles ailées ont besoin de cinq à six semaines pour que leurs ovocytes mûrissent.* Rappelons que dans l'étude du cycle biologique nous avons mentionné la présence de femelles ailées dans les fourmilières un mois au moins avant le premier essaimage. Nous remarquons donc qu'entre la naissance et la maturité sexuelle des femelles, s'écoule une période de quatre à six semaines. Cette période est sans doute nécessaire au développement des ovocytes. Chez *Oecophylla longinoda* la période de maturité sexuelle des femelles est de deux à quatre mois (LEDOUX, 1949). Également

chez cette fourmi, le même auteur a montré que les femelles immatures, mises en élevage isolément, meurent quelques jours plus tard en gardant leurs ailes.

f) Le nombre d'œufs pondus, par les femelles ailées accompagnées, est de loin supérieur à celui d'une femelle nouvellement fécondée et isolée. *Ce grand nombre d'œufs rapproche les femelles ailées des ouvrières pondeuses.*

g) Les femelles ailées vivent de quelques semaines à quelques mois. Dans la nature on ne trouve plus de femelles ailées dans les fourmilières, à partir du mois d'août, car elles sont devenues après l'essaimage des femelles fondatrices; par contre dans quelques uns de nos élevages, nous avons pu les observer en vie durant 10 à 11 mois sans qu'il y ait expulsion d'œufs.

h) L'autotomie alaire chez *O. longinoda,* ne se produit jamais en présence d'ouvrières (LEDOUX *op. cit.*). Chez les femelles vierges d'*A. frauenfeldi,* elle ne se produit pratiquement jamais, ni en présence ni en absence d'ouvrières.

6. CONCLUSION

L'étude de la femelle isolée nous a permis de tirer les conclusions suivantes:

1) La ponte et son rythme varient dans certaines conditions:

— La ponte est stimulée par la disparition des premiers œufs.

— Une accélération du rythme de la ponte épuise la fondatrice.

2) Le premier couvain de la fondatrice est influencé par certains facteurs:

— L'alimentation améliore la taille du couvain et celle des ouvrières.

— La réduction artificielle du nombre de larves, a pour conséquence l'amélioration de la taille des larves restantes.

— Les basses températures (12°C) empêchent la ponte et font augmenter la mortalité des fondatrices. La tempéra-

ture de 26°C est la plus favorable à la réussite d'une fondation.

— L'intervention d'ouvrières d'adoption (au minimum 10) améliore le développement larvaire et nymphal et réduit le taux d'échec de la fondation.

3) La Fourmi *A. frauenfeldi*, du Liban est monogyne, bien qu'elle présente de faibles possibilités de polygynie. Les facteurs suivants ont été relevés:

— La monogynie est contrôlée par les premières ouvrières de la fondation.

— La fondation peut être entamée par 2 ou plusieurs reines qui se tolèrent jusqu'à l'apparition des premières ouvrières.

— Les quelques cas de digynie rencontrés s'expliqueraient par la formation simultanée de 2 groupes d'ouvrières, d'égale importance, s'occupant chacun de sa reine.

4) Les femelles vierges groupées ou isolées ne pondent pas. Ayant atteint leur maturité sexuelle, elle pondant si elles sont accompagnées de 7 à 10 ouvrières par femelle.

SIXIÈME CHAPITRE

BIOLOGIE DE LA SOCIÉTÉ

1. Définition

Une colonie complète est formée d'une reine, de nombreuses ouvrières, d'un couvain et d'individus ailés. Mais avant de prendre cet aspect là, l'accroissement et le développement d'une colonie ont été soumis à plusieurs facteurs influençant la vitesse et le degré d'importance de cet accroissement. Parmi ces facteurs «externes» le plus important est l'alimentation. Cependant, dans les meilleures conditions d'alimentation, l'accroissement est limité par des facteurs intrinsèques à la société, comme on l'observe dans n'importe quel autre organisme vivant (Brian, 1957).

Nous allons essayer de décrire cet accroissement et d'en voir les causes.

2. Accroissement de la colonie

L'accroissement d'une société d'*A. frauenfeldi* passe par plusieurs étapes qui se traduisent extérieurement par 4 aspects généraux:

1) *L'année de la fondation:* A partir de mai, des femelles essaimantes s'isolent et fondent des sociétés formées uniquement par des ouvrières. Au début de l'automne, la ponte cesse et l'effectif des ouvrières s'élève à une cinquantaine d'individus. Sans couvain dormant, la société se met «en boule» et entre en hibernation. Nous avons décrit cette étape aux chapitres précédents.

2) *L'année suivante,* nos meilleurs élevages contiennent 50 à 60 ouvrières. Au cours de l'hibernation 3 à 7 ouvrières sont

mortes dans les différents élevages que nous entretenons. Cette mort est considérée comme normale, un taux de mortalité allant de 6 à 14% a souvent été observé au cours de l'hiver dans les nids artificiels les plus prospères.

Après trois mois d'immobilité, cette société reprend sa vie active progressivement, à partir de la première semaine de mars. La reprise de l'activité sociale est annoncée par la première ponte de la reine. Le développement embryonnaire des œufs et l'évolution du premier couvain de la saison sont tardifs, comme on l'a vu plus haut. Les premières ouvrières nouveau-nées voient le jour en mai. Elles viennent augmenter le petit groupe d'ouvrières de l'année précédente.

Sauf accidents dans nos élevages, la société évolue et s'accroît rapidement pour atteindre en automne les chiffres de 400 à 600 ouvrières. *Durant cette deuxième année, les sexués ailés mâles et femelles ne font pas leur apparition.* Nous verrons, par la suite, l'interprétation de ces résultats. Mais dès maintenant nous faisons remarquer que dans les nids où l'effectif d'ouvrières reste faible (150 à 200 ouvrières), la troisième année de la vie de la société se déroule comme celle de l'année qui l'a précédée sans apparition d'ailés. Les sociétés ayant dépassé la première année de la fondation et qui n'ont pas encore formé d'ailés au cours de l'année ou des années suivantes, traversent une *étape « d'adolescence »*. Nous n'avons pas pu, malheureusement, bien suivre et délimiter cette étape en laboratoire. Car bien que les conditions expérimentales offertes à nos fourmis soient très proches des conditions naturelles, l'effectif des ouvrières issues de fondation indépendante en laboratoire connaît un certain arrêt au cours de la deuxième année. Pour mieux étudier les étapes suivantes, nous avons préféré suivre l'accroissement de la société en récoltant, au cours de l'hibernation, des sociétés naturelles ayant une reine et un effectif variable d'ouvrières.

3) L'observation en laboratoire de sociétés récoltées dans la nature et ayant un effectif variable d'ouvrières, nous a permis d'émettre les constatations suivantes:

— Tant que le nombre d'ouvrières n'a pas atteint le chiffre de 1500, les ailés ne font pas leur apparition.

— Les mâles et quelques rares femelles apparaissent dans les sociétés ayant entre 1500 à 2000 ouvrières.
— Lorsque l'effectif des ouvrières est considérable (3000 à 5000 ouvrières) on constate la présence des 2 sortes d'ailés.

Dans *les sociétés à prédominance de mâles,* ceux-ci apparaissent presque en même temps que les premières ouvrières de la saison, au début de mai. Dans certains nids formés d'une seule boîte Janet ou de deux petites boîtes, un ou deux mâles sont observés. Les mâles sont beaucoup plus nombreux (100 à 150 individus) si au nid Janet est rattachée une boîte ayant 40 × 30 cm ou parfois 2 boîtes. Nous parlerons de l'origine des mâles avec l'étude du déterminisme des castes. Notons aussi qu'il nous est arrivé de constater dans ces élevages la présence de cocons de femelles et l'apparition de deux à trois femelles ailées.

Dans la nature, les résultats des récoltes de fourmilières ont confirmé nos observations au laboratoire. Nous avons souvent noté dans les fourmilières ayant un effectif de 1500 à 2000 ouvrières, la présence à la fin d'avril de cocons de mâles mélangés à des cocons d'ouvrières.

4) *L'étape de maturité d'une colonie est atteinte lorsque celle-ci produit, en plus d'ouvrières, des ailés.* Dans la nature lorsque la fourmilière est d'une certaine importance et c'est le cas le plus fréquent et le plus frappant dans les jardins de la Faculté à Hadath, on trouve les trois catégories de cocons correspondant aux trois castes, surtout en mai-juin.

D'après nos élevages en laboratoire, l'apparition des ailés est observée en début mai, pour les mâles, et une semaine plus tard, pour les femelles ailées. Il y a à peu près 100 mâles pour 15 femelles.

Ayant exposé les différentes étapes de l'accroissement, il est essentiel d'étudier maintenant la ponte, les œufs et les variations du rythme, du nombre et de la taille des œufs au cours de cet accroissement.

3. La ponte et les œufs

A — *La ponte et les œufs de reine :*

Les ouvrières ne sont pas susceptibles de pondre en présence de la reine. Nous verrons, cependant, que cette inhibition disparaît assez facilement, dès l'éloignement de la reine. L'attitude de ponte de celle-ci est semblable à ce que l'on observe chez toutes les fourmis pondeuses. Nous en avons ailleurs donné une description avec l'étude de la fondatrice.

On trouve les œufs, dans les nids d'*A. frauenfeldi*, du mois de mars au mois de septembre. Parfois l'apparition des œufs se remarque en fin février et peut dépasser le début d'octobre. Un maximum est noté aux mois de mai-juin. En fin juin et au courant de juillet, une baisse sensible est observée, suivie par une légère reprise en août. Au courant de la saison 1972, par exemple, le nombre d'œufs de reine observés mensuellement dans un nid de 800 ouvrières, montre un sommet pour mai. Il y a un rythme lent, en début de saison et un rythme plus rapide dès que les chaleurs printanières se font mieux sentir.

Les longueurs des œufs de reine dans une colonie, varient au cours d'une même année. Les premiers œufs de février-mars sont les plus longs (0,57 mm); ceux de juillet, les plus petits (0,48 mm). Cependant les gros œufs sont relativement les moins nombreux. Ils forment 1,95% de la totalité des œufs observés au cours d'une saison. Dans une société ayant 1100 ouvrières, les gros œufs, comme les plus petits œufs, ont évolué normalement pour donner des ouvrières. Cette différence de taille n'a rien de remarquable, puisque tous les œufs ont donné la même descendance.

B — *Les œufs anormaux :*

En observant nos élevages, en comptant les œufs et en les mesurant, nous avons souvent été frappé par la présence de petits œufs facilement reconnaissables par les caractères distinctifs suivants:

Leurs longueurs vont de 0,28 à 0,44 mm avec une moyenne

de 0,36 mm. Rappelons que les plus petits œufs ordinaires de reine, apparus en juillet, ont 0,48 mm. Les largeurs des œufs anormaux vont de 0,19 à 0,3 mm avec une moyenne de 0,25 mm. La moyenne des longueurs des œufs ordinaires d'ouvrières est de 0,5 mm. A partir de ces mensurations, aucune confusion n'est possible entre les œufs de type anormal et ceux émis ordinairement par les pondeuses.

De plus lorsque nous manipulons un paquet d'œufs pour effectuer des mesures, les œufs anormaux crèvent plus facilement que les œufs ordinaires, car ils sont entourés d'une enveloppe plus fine.

Où et quand apparaissent ces œufs?

Nous avons suivi par deux fois, l'émission par la reine d'œufs anormaux. La première fois le 19-6-1973, trois petits œufs sont pondus successivement par la reine: deux furent déposés par une ouvrière sur la pile d'œufs (presque collés dessus) le troisième fut déposé sur le côté ventral d'une larve. La deuxième fois, le 7-7-1974, nous avons observé une femelle présentant à l'extrémité abdominale le sommet d'un œuf. Elle se déplace ainsi, traînant cet œuf durant 2 minutes sans qu'aucune ouvrière ne l'aide, comme il est habituel de l'observer. Ensuite la reine s'arrête, replie son abdomen entre ses pattes et saisit avec ses mandibules l'œuf qui s'avère être petit. Alors une ouvrière s'en empare et va le déposer sur un paquet contenant des œufs et des larves.

Nous avons également observé plus d'une fois, des ouvrières émettant des œufs anormaux, presque au contact de la reine.

Remarquons que nous n'avons jamais observé d'œufs «anormaux» dans une société prospère. En comparant deux sociétés, l'une nouvellement capturée dans le milieu naturel, l'autre vivant depuis plus d'un an au laboratoire, nous constatons que le pourcentage des œufs anormaux est supérieur dans les colonies anciennes que dans les colonies fraîchement capturées.

Nous avons parfois remarqué que ces petits œufs sont fréquents dans des sociétés n'ayant pas encore de larves. En effet,

après un froid subit en fin de mars ou en début d'avril, les sociétés observées présentaient alors des œufs plus petits.

De ces observations, nous concluons que le nombre des petits œufs dans une société augmente si une perturbation quelconque entrave le développement normal d'une fourmilière. Les exemples suivants appuient cette constatation:

— Lorsqu'on retire quotidiennement les œufs, à une jeune fondatrice, on constate alors la diminution du nombre des œufs pondus ultérieurement et la réduction de leur taille, avant l'arrêt définitif de la ponte.

— Dans un élevage sous-alimenté, le nombre de petits œufs augmente. Il en est de même chaque fois que les nourrices sont empêchées ou incapables de s'occuper de la reine. Ainsi la mise brutale, d'un nid prospère, en mai dans un réfrigérateur à 5°C et durant trois semaines, provoque l'arrêt de la ponte et la mort de la majorité des ouvrières. Dès qu'on ramène le nid à la température ambiante, la femelle recommence à pondre uniquement de petits œufs et en grand nombre.

A titre d'exemple, nous donnons les résultats obtenus dans 2 élevages, où nous avons pu dénombrer beaucoup de petits œufs. Ramassées en décembre 1972 avec un effectif de 800 à 1000 ouvrières chacune, ces deux sociétés ont été gardées en laboratoire durant un an et nourries surtout de sucre. Les ouvrières consommaient fréquemment les cadavres.

La mortalité est assez élevée et au moment de l'expérience, le nid 1 a une reine et 202 ouvrières et le nid 2 a une reine et 194 ouvrières. Le 13-2-1974, donc presque à la fin de leur période de repos, les deux nids sont installés à la température constante de 26°C et nourris de criquets et de miel. Les œufs sont retirés une fois par semaine, comptés puis détruits.

Trois facteurs ont contribué à l'épuisement de ces deux sociétés.

— Leur sous-alimentation durant une année;

— Le fait de retirer les œufs, ce qui perturbe la société et aussi le manque de couvain;

— Le maintien d'une température constante.

Dates	Nid N° 1		Nid N° 2	
	grands w	*petits w*	*grands w*	*petits w*
20-2	144	0	41	1
27-2	252	13	81	8
6-3	175	15	83	24
13-3	72	8	76	30
20-3	67	6	56	24
27-3	56	12	70	34
3-4	32	4	80	20
10-4	19	3	68	30

Rappelons que dans les nids prospères, on ne remarque pratiquement pas de petits œufs.

Que deviennent ces œufs?

a) Ces œufs n'éclosent jamais. Nous avons pu le vérifier en enlevant dans plusieurs nids les œufs ordinaires et en laissant aux soins des nourrices les œufs de petite taille.

b) Ils sont choisis parmi les œufs empilés et donnés en pâture aux larves, ou bien dès qu'ils sont pondus, les ouvrières les déposent sur la bouche des larves.

c) Si les œufs ne sont pas consommés rapidement, ils restent vivants 2 à 3 jours, puis flétrissent, se ratatinent et disparaissent.

Sont-ils donc des «œufs alimentaires»?

D'après la revue bibliographique que donne Passera (1969 a) et les travaux de cet auteur sur les œufs alimentaires de *Plagiolepis pygmaea,* un œuf alimentaire se définit par les caractères suivants:

— Il est plus gros et plus mou que l'œuf normal, chez les Fourmis champignonistes du genre *Atta* (Autuori, 1956). Il est produit par la reine et destiné à lui servir de nourriture, ainsi qu'aux larves et aux premières ouvrières. L'existence de deux sortes d'œufs est un phénomène physiologique normal chez les *Atta.* L'œuf alimentaire résulte de la fusion de deux œufs ordinaires, comme le

montre, les travaux histologiques de BAZIRE-BENAZET (1957).

— Chez *Tetramorium caespitum,* POLDI (1963, 1965) signale l'existence de deux sortes d'œufs de forme identique, pondus par la reine. L'œuf alimentaire n'est pas segmenté. Il est dévoré par la reine.

— Chez *Myrmecia gulosa* et *M. forceps,* FREELAND (1958) montre que les œufs alimentaires sont normalement formés par les ouvrières et restent séparés du tas des œufs ordinaires. Ils sont dévorés par les reines, les larves et les ouvrières chez *M. forceps.* Ils sont sollicités par les ouvrières de *M. gulosa.* De consistance molle, ils sont déformés et sans chorion.

— Chez *Plagiolepis pygmaea,* PASSERA (1969) met en évidence la présence d'œufs de taille réduite, munis d'une fine enveloppe, pondus par les ouvrières et posés après quelques secondes, sur la région céphalique des larves, qui les sucent. Ces œufs ne sont pas embryonnés ils sont régulièrement distribués aux larves et consommés par les ouvrières.

D'après cette revue il apparaît que l'œuf alimentaire typique est régulièrement formé par les pondeuses. Sans chorion, son rôle est alimentaire.

Or, les œufs de petite taille chez *A. frauenfeldi* n'apparaissent que dans le cas où la reine et la société sont fatiguées physiologiquement: manque de nourriture, absence de nourrices, entraves à l'évolution normale du couvain. *Ces œufs sont absents dans les sociétés prospères.* Une sorte de régulation d'ordre métabolique et au niveau de la société s'effectue: cette régulation fait que *la reine et les ouvrières affamées pondent des œufs destinés à la consommation.* L'examen histologique de ces œufs et leur aspect laiteux laissent supposer qu'il s'agit d'œufs aberrants, non viables, riches en vitellus, non structurés. L'épithélium entourant ces œufs est très fin, l'intérieur est bien vacuolisé.

Donc dans une société en dégénérescence, des œufs dégénérés apparaissent et la reine, physiologiquement fatiguée, n'inhibe

alors plus complètement la ponte des ouvrières qui donnent à leur tour des œufs dégénérés.

Comment expliquer cette levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières?

Chez plusieurs espèces de fourmis, une reine, jouissant de toutes ses potentialités et possédant une fécondité normale, exerce une inhibition de la ponte des ouvrières. Une société affamée, ou ayant subi une perturbation quelconque, semble présenter un fonctionnement ovarien anormal. Il n'y a plus alors un dépôt d'œufs réguliers par la reine. Or, TOROSSIAN et CAUSSE (1967) ont établi chez *Dolichoderus quadripunctatus* que la diminution du rythme de ponte de la reine, provoquée par des radiations ionisantes, est un des facteurs qui permettent de déterminer la levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières. Une forte irradiation γ , comme un froid brutal ou toute autre perturbation conduisant à l'affaiblissement de la reine et de la société, provoquent une ponte irrégulière.

Au cours de nos observations, comme chez les auteurs cités, les reines soumises à l'expérience conservent apparemment un comportement normal au sein de la société.

C — *Variation numérique de la ponte:*

Les prélèvements que nous avons exécutés régulièrement dans la nature, ont permis de constater, plus spécialement au printemps, la présence de plusieurs paquets d'œufs dans le même nid, près de l'endroit où se trouve la reine. Ces œufs répondent aux caractéristiques des œufs de reine. L'importance numérique de ces paquets varie d'une fourmilière à l'autre; il semble à première vue que plus la fourmilière est étendue et plus l'effectif d'ouvrières est grand, plus la ponte de la reine est considérable.

Pour mettre en évidence la grande fertilité de la reine entourée par un grand effectif d'ouvrières, nous avons capturé dans le milieu naturel, le 18 mai 1975, une reine au sein d'un nid important. Isolée dans une boîte en plastique contenant un coton humide, elle a pondu en 24 heures 106 œufs. Cinq expériences similaires nous permirent de compter successivement 111, 96, 92,

120, 102 œufs. Ces femelles sont donc capables de pondre 4 à 5 œufs par heure. EMERSON (1939) rapporte que les fourmis, en général, ne pondent pas plus de 10 œufs par jour même durant les meilleurs jours de la saison; cependant, ajoute-t-il une reine de fourmis (sans préciser l'espèce) a atteint le record de 341 œufs par jour. La continuité du rythme à un tel taux nécessite les soins des ouvrières, car cette ponte diminue très rapidement le 2e jour de l'expérience et la femelle ne tarde pas à mourir, si elle n'est pas remise avec des ouvrières.

Pour élucider le problème de la fertilité de la reine nous étudions dans les paragraphes suivants les principaux facteurs qui peuvent influencer cette fécondité.

4. INFLUENCE DE L'IMPORTANCE NUMÉRIQUE DE LA SOCIÉTÉ SUR LA PONTE DE LA REINE

Plusieurs auteurs ont étudié l'influence de l'importance numérique des ouvrières sur la fécondité des reines. Citons: BRIAN (1950) et WEIR (1959) chez *Myrmica rubra;* COLOMBEL (1970) chez *Odontomachus hoematodes;* TOHMÉ (1972 a) chez *Messor ebeninus* et PASSERA (1972) chez *Plagiolepis pygmaea.* Tous ces auteurs ont trouvé une augmentation de la fécondité parallèle à celle du nombre d'ouvrières. D'autres facteurs ont cependant influencé leurs constatations, entre autres, la ponte des ouvrières, l'âge de la reine et la sortie d'hibernation. Ce qui a masqué, parfois, la relation directe entre nombre d'ouvrières et fertilité de la reine.

Dans l'étude que nous avons réalisée, nous avons choisi des sociétés vigoureuses, ramassées durant l'hiver, et ayant à peu près le même nombre d'ouvrières.

Pour mener à bien cette expérience nous avons installé des séries de 10 lots chacune composées comme suit:

1re série: une reine + 25 ouvrières.
2e série: une reine + 50 ouvrières.
3e série: une reine + 100 ouvrières.
4e série: une reine + 150 ouvrières.

5e série: une reine + 200 ouvrières.

6e série: une reine + 400 ouvrières.

Toutes nos expériences ont débuté à la même date, le 4 mars 1974 et furent réalisées à la température de 26°C avec une nourriture abondante et variée (insectes fraîchement tués + miel). Une fois par semaine, les œufs sont soustraits de chaque élevage, comptés et détruits.

Nous avons arrêté nos observations après 9 semaines car nous avons observé à partir de la huitième semaine une baisse sensible de la ponte due probablement à une fatigue des sociétés en élevage.

Les courbes de la fig. 1 ont éte tracées à partir du nombre cumulatif obtenu d'une semaine à l'autre.

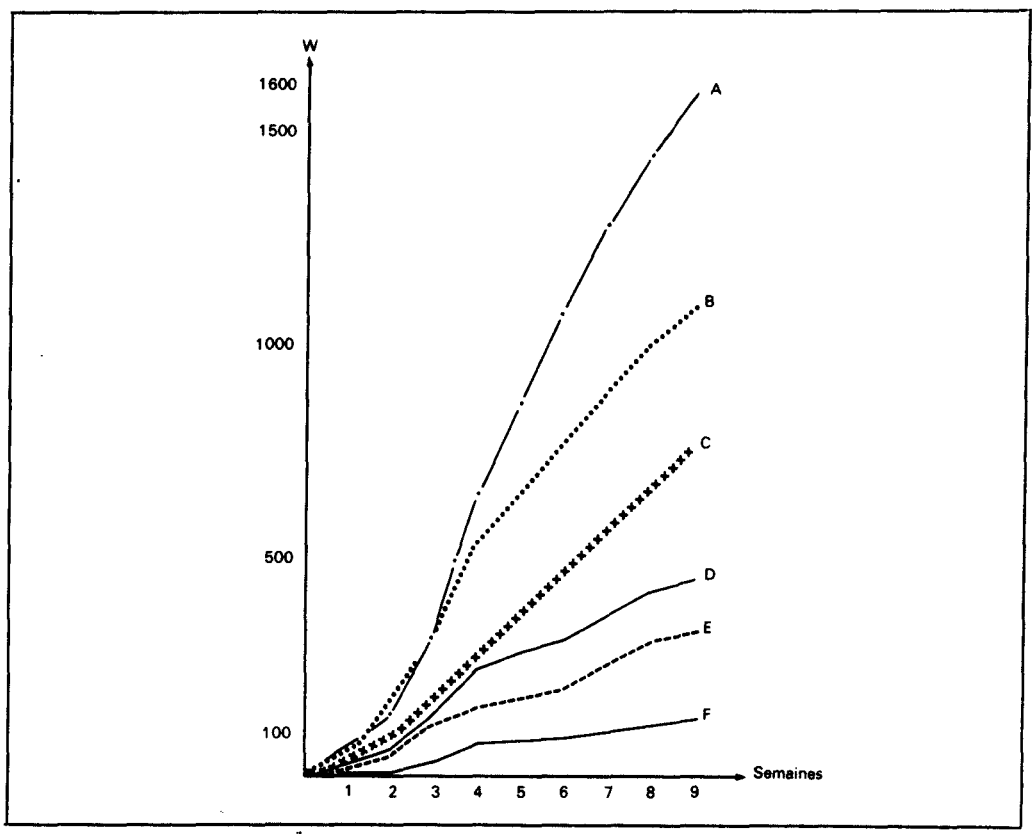


FIG. 1: Importance du nombre d'ouvrières sur la ponte de la reine.

Courbe A: ponte cumulée: 400 ♀ + 1 ♀ Courbe D: ponte cumulée: 100 ♀ + 1 ♀
Courbe B: ponte cumulée: 200 ♀ + 1 ♀ Courbe E: ponte cumulée: 50 ♀ + 1 ♀
Courbe C: ponte cumulée: 150 ♀ + 1 ♀ Courbe F: ponte cumulée: 25 ♀ + 1 ♀

Les résultats nous montrent que la fécondité de la reine est influencée par le nombre d'ouvrières qui l'entourent. *Le nombre d'œufs est d'autant plus élevé que l'effectif des ouvrières est plus important.*

Cette conclusion est compatible avec le travail de STUMPER (1962) qui montre que le groupement entre femelles de *Camponotus vagus* favorise la ponte, et le travail de MICHENER (1964) qui démontre, chiffres à l'appui, que la taille d'une société influence le pouvoir reproducteur des femelles chez des Hyménoptères sociaux *(Halictidae, Vespidae, Formicidae* et *Apidae)*.

Le taux de la fécondité de la reine augmente donc avec le nombre des ouvrières qui soignent et alimentent la reine. Bien que les stimulations sensorielles (léchage, contacts antennaires, échanges trophallactiques) qu'exercent les ouvrières sur la reine, doivent être prises en considération, nous pensons que la nourriture prodiguée par les ouvrières est une cause primordiale de l'augmentation de ce taux.

5. INFLUENCE DE LA NOURRITURE DES OUVRIÈRES SUR LA FÉCONDITÉ DE LA REINE

Des élevages ayant le même effectif présentent parfois une grande différence dans le nombre d'œufs pondus. Il ne nous a pas été difficile de découvrir qu'une distribution inégale de nourriture est la cause de cette différence de prospérité de nos élevages; plusieurs auteurs ont étudié la relation existant entre la nourriture et la fécondité chez les insectes sociaux et plus particulièrement chez les *Vespides*. Citons: PARDI (1948), DELEURANCE (1952), GERVET (1962 et 1964) EBERHARD (1969). Ce dernier auteur trouve, par exemple, chez *Polistes fuscatus* que plus les femelles reçoivent de nourriture plus elles pondent.

Afin de connaître l'influence quantitative et qualitative de l'alimentation sur la prospérité des sociétés, nous avons soumis certains élevages à un régime alimentaire étudié.

A — *Étude expérimentale:*

Nous avons pris deux séries de 10 lots ayant chacun une

reine et 200 ouvrières. Ces expériences, réalisées en avril 1974, à la sortie de l'hibernation, se déroulent à la température de 26°C. Nous avons fait de telle sorte que les lots choisis, proviennent de colonies ramassées dans la région côtière de Hadath et ayant à peu près le même effectif d'ouvrières. Nous pouvons ainsi supposer que les reines ont approximativement un âge identique.

La première série est soumise à la diète hydrique; la deuxième à un régime riche et varié. Une fois par semaine les œufs sont retirés, comptés puis détruits.

1) *La diète hydrique*.

Nos fourmis sont ravitaillées exclusivement en eau une fois par semaine; et ceci durant deux mois.

Les premières semaines on observe une ponte; la moyenne est de 40 œufs la première semaine, 68 œufs la deuxième semaine et 2 œufs la troisième semaine. Rappelons que dans les élevages témoins ce taux s'élève à 121 œufs par semaine. A partir de la quatrième semaine la ponte cesse et les cadavres des ouvrières deviennent de plus en plus nombreux. La reine et quelques ouvrières survivent jusqu'à la fin de l'expérience.

Une oophagie est observée au cours de la deuxième semaine, et les ouvrières mortes sont découpées, réduites en très petits fragments et consommées par les survivantes. Seules les cuticules sont traînées et jetées avec les résidus.

Les résultats de cette expérience sont rapportés dans la Fig. 2.

2) *Élevages bien alimentés*.

Dans cette série d'expériences, les fourmis reçoivent, chaque 48 heures, des fragments de criquets, fraîchement tués et du miel. La ponte, normalement abondante au cours des différentes semaines, est semblable à ce que nous avons vu plus haut. L'oophagie, si elle existe, n'a pas été remarquée. Les corps des quelques ouvrières mortes, ne sont pas dévorés. Le graphique de la Fig. 2 montre les résultats de cette série d'expériences.

Il serait intéressant de savoir maintenant si *la qualité du régime alimentaire,* influence cette ponte.

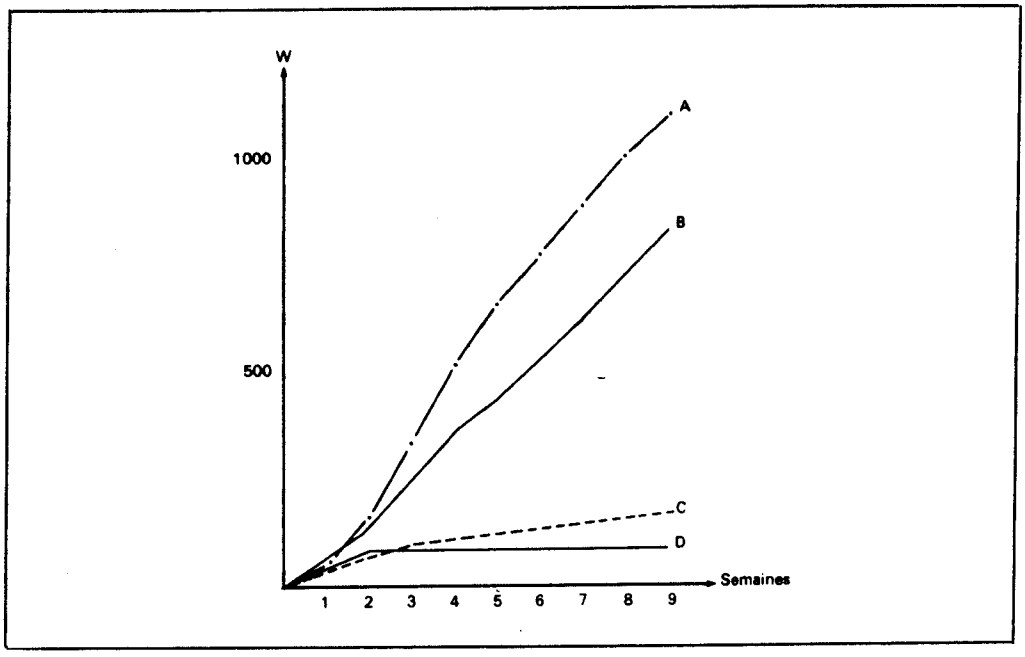


Fig. 2: Importance de l'alimentation des ouvrières sur la ponte de la reine.

Courbe A: ponte cumulée: élevages nourris: régime mixte
Courbe B: ponte cumulée: élevages nourris: régime carné
Courbe C: ponte cumulée: élevages nourris: régime miel.
Courbe D: ponte cumulée: élevages soumis à la diète hydrique.

Deux autres séries, formées chacune de 10 lots composés comme ceux des expériences précédentes, installées à 26°C, sont soumises à deux régimes différents.

Série 1 : nos fourmis reçoivent uniquement des criquets en abondance;

Série 2 : elles reçoivent uniquement du miel.

Les résultats de la ponte sont portés sur le même graphique que précédemment.

Il résulte de l'ensemble de ces 2 dernières expériences, qu'avec le régime carné, la ponte est 4,93 fois plus importante qu'avec un régime de miel.

La ponte avec un régime carné est assez proche de celle d'un régime mixte sans toutefois l'atteindre.

Nous avons noté que même si la ponte avec un régime de miel n'est pas abondante, la mortalité reste proche de la normale et les cadavres sont mangés par les survivantes.

6. Discussion — Conclusion

1) Les sociétés à fort effectif sont des sociétés avec reine. Leur accroissement passe par 4 étapes principales. Chaque étape se caractérise par un aspect général type:

a) L'année de fondation.

b) La société adolescente.

Au cours de ces deux étapes, le nombre d'ouvrières augmente, atteignant 200 ouvrières à peu près. Les ailés sont encore absents.

c) L'effectif atteint 1500 à 2000 ouvrières, de nombreux mâles font leur apparition. Lorsque l'effectif est plus important, les deux sortes d'ailés apparaissent.

d) L'étape de maturité se traduit par la présence d'un grand nombre d'ouvrières, (10000 et plus), et d'ailés.

L'accroissement des sociétés de fourmis a été étudié par plusieurs auteurs entre autres:

— Autuori (1956) chez les fourmis champignonistes du genre *Atta*.

— Brian (1950, 1951, 1957 et surtout 1959) et Weir (1959 a et b) sur *Myrmica rubra* et *Myrmica ruginodis*. Ces fourmis mettent plus de sept ans pour avoir 900 ouvrières et des femelles ailées.

2) Le nombre des œufs et le rythme de la ponte sont sous l'influence des changements microclimatiques du nid. La taille des œufs varie légèrement selon la saison sans que cette fluctuation n'influence le devenir des œufs. D'ailleurs ce caractère, assez commun chez les fourmis, fut signalé par exemple chez *Myrmica* par Brian et Weir (1959).

Dans les sociétés appauvries apparaissent des œufs anormaux de très petite taille pondus par la reine. Ce ne sont pas des œufs alimentaires mais plutôt des œufs dégénérés. *La reine «fatiguée» n'inhibe plus totalement la ponte des ouvrières qui émettent à leur tour des œufs anormaux. Ce phénomène est signalé pour la première fois.* Les œufs anormaux sont consommés par les différents individus de la société.

3) La comparaison du taux d'œufs pondus, à la même

période, par des reines vivant dans des sociétés, appartenant aux quatre étapes signalées plus haut, montre: que plus la reine est âgée, c'est-à-dire, plus l'effectif en ouvrières est important et plus la ponte est abondante.

Par ce résultat nous rejoignons ce que plusieurs auteurs ont trouvé chez les fourmis: par exemple chez *Messor ebeninus*, TOHMÉ (1972 a) trouve que «la fécondité de la reine augmente sous l'action de la progression numérique des ouvrières».

4) Le facteur trophique influence quantitativement et qualitativement la fécondité de la reine. *Acantholepis frauenfeldi* est une espèce polyphage qui consomme des substances carnées et d'autres sucrées; elle se rapproche par ce caractère des guêpes et ressemble à *Myrmecia gulosa* (HASKINS et HASKINS 1950). Nos fourmis deviennent cannibales quand elles sont soumises à la diète hydrique ou à un régime strictement sucré. Un régime équilibré permet un taux de ponte maximum.

5) Une diète hydrique arrête *brusquement* la ponte de la reine et provoque la mort progressive des ouvrières. Cet arrêt a lieu dès la troisième semaine comme chez *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA 1972). Les deux premières semaines on constate une ponte assez faible. La reine et ses nourrices sont encore sous l'influence des conditions antérieures au démarrage de l'expérience. En effet rappelons ici que la reine commence à pondre dès la fin de février et une partie, de plus en plus importante des ouvrières, s'active.

6) Les cadavres des ouvrières sont consommés par les survivantes dans l'expérience de la diète hydrique, et dans un régime exclusivement formé de miel. Nous nous approchons par là des travaux de COOK et SCOTT (1933) et de ceux de HENDÉE (1934) qui ont montré que les termites du genre *Zootermopsis*, privés d'aliments azotés, s'adonnent au cannibalisme. D'après EMERSON (1939); il apparaît que le phénomène de cannibalisme caractérise les colonies mûres des fourmis et des termites même soumises à des conditions optimales. Or le cannibalisme n'a pas été observé dans nos sociétés prospères d'*A. frauenfeldi*.

Nous pouvons donc imputer au manque d'aliments azotés cette manifestation de cannibalisme.

7) Un régime alimentaire carné favorise la fertilité de la reine, dont le taux de ponte se trouve accru. On rencontre alors 4,9 fois plus d'œufs qu'avec un régime de miel. BENOIS (1969) dans une étude semblable chez *Camponotus vagus* trouve une fécondité de la reine 3,7 fois plus importante dans un régime protidique que dans un régime glucidique. Des femelles de *Tetraponera anthracina* privées de protides, présentent une fécondité réduite de 50% par rapport aux témoins (TERRON 1970).

8) L'alimentation est un facteur très important qui influence la fécondité de la société; c'est grâce aux ouvrières nourrices que ce facteur est assuré.

SEPTIÈME CHAPITRE

DIAPAUSE OU QUIESCENCE

1. Introduction

L'examen du cycle biologique de nos fourmis, montre la présence d'une période d'arrêt d'activité pendant laquelle la ponte, le développement de la société et l'activité de tous les individus, se ralentissent et s'arrêtent pendant 3 à 4 mois. Cet arrêt correspond à la période froide de l'année et la reprise de toutes les activités vitales de la société est synchronisée avec des changements climatiques annonçant le printemps.

En général deux groupes de phénomènes peuvent être à l'origine de l'arrêt puis de la reprise de l'activité:

a) Des conditions écologiques défavorables, sans être mortelles, induisent les insectes à vivre au ralenti; mais dès que ces conditions redeviennent favorables, un redémarrage rapide se manifeste: c'est la quiescence.

b) A un moment déterminé de l'année, et bien que les conditions écologiques puissent rester favorables, on assiste à une période de repos et à une modification de l'état physiologique de l'individu et du groupe auquel il appartient: c'est la diapause.

Autrement dit, si même malgré des conditions normales et favorables à l'activité, il y a arrêt c'est une diapause, sinon c'est une quiescence qui n'est due qu'à de mauvaises conditions climatiques.

2. Observations dans la nature

a) Comme nous l'avons déjà signalé plus haut, l'aspect du nid en hiver, est nettement différent de celui qu'il a en été. En hiver, la société est ramassée en un amas important localisé sous

une pierre. Tous les individus de la fourmilière sont immobiles et ne se détachent pas de l'ensemble du groupe durant trois mois, au moins. La posture des ouvrières au repos est alors caractéristique: ramassées et prostrées, les ouvrières ne bougent plus, elles sont tassées les unes aux autres contrairement à leur comportement en période active.

Parallèlement à ce que l'on observe dans la nature, nous avons remarqué dans nos élevages, une attitude similaire des ouvrières: elles s'immobilisent, se groupent et ne consomment point alors, la nourriture mise à leur disposition.

b) Nous avons toujours noté l'absence de tout couvain durant cette période de repos.

c) Les dernières ouvrières écloses avant l'entrée en hibernation, sont claires. Elles gardent cette pigmentation, sans subir aucune modification, durant la période de repos. Ce n'est qu'au printemps suivant que leur pigmentation se complète.

3. Étude expérimentale

Pour étudier l'activité et l'hibernation d'*A. frauenfeldi* nous réalisons les expériences suivantes:

1) Exposer des colonies de composition variée à une température de 26°C à partir des mois d'octobre, novembre, décembre, janvier et février. Nous avons été amenée à choisir cette température de 26°C pour les raisons suivantes:

a) Pour des considérations d'ordre technique plus favorable (étuve plus facilement réglable à cette température avec des variations de $\pm$ 0,5°C). Avant de commencer l'expérience et à la fin, les sociétés étudiées passent, si c'est nécessaire, 24 heures à une température intermédiaire de 20°C.

b) Ce qui a surtout déterminé ce choix, c'est le fait qu'à cette température la société est à l'optimum de son activité sans qu'elle soit sensiblement fatiguée par un long séjour à une telle température.

c) C'est à cette température que, généralement, le couvain se développe le mieux.

d) Nous avons pensé que le choix d'une température de 18

ou 20°C, ne donnerait pas des résultats aussi nets qu'avec 26°C, surtout qu'aux mois d'octobre et de novembre, les températures à la surface du sol sont sensiblement très proches de 18 et de 20°C.

2) Soumettre des sociétés à un gradient thermique allant de 5 à 50°C en décembre, janvier, février et mars, et voir le comportement de ces sociétés devant ce gradient.

3) Mettre des sociétés aux mois de juillet en hibernation forcée à 10°C, puis voir la conséquence de cette hibernation anticipée.

Dans chacune des trois sortes d'expériences, nous avons utilisé des sociétés ayant une reine et des sociétés orphelines.

A — *Prolongation de la période estivale :*

1re Expérience : 200 ouvrières orphelines à 26°C.

En octobre, nous avons soumis 5 lots de 200 ouvrières orphelines chacun à une température constante de 26°C. Ces ouvrières sont prélevées dans des élevages expérimentaux. La température du laboratoire, au début de ce mois est de 22°C en moyenne; elle baisse graduellement de 2 à 3°C vers le début de novembre et de 4 à 5°C en décembre.

Au cours des trois premières semaines, à peu près, les ouvrières continuent à se nourrir et à se mouvoir. A partir de la mi-novembre, elles commencent à s'agglomérer par petits groupes. En décembre elles sont entièrement en position de repos et la nourriture n'est plus consommée.

Des lots témoins sont laissés à la température du laboratoire (22 à 15°C). Ils sont identiques aux lots expérimentés, et vivent dans des conditions semblables à ceux-ci, en ce qui concerne l'humidité et la nourriture. Ils présentent les mêmes signes évolutifs et entrent en hibernation plus tôt, dévançant d'une semaine où deux les lots expérimentés.

Interprétation des résultats :

Cette différence dans la date d'entrée en hibernation, entre les fourmis soumises à 26°C, et celles qui restent à la température du laboratoire ou dans la nature, n'est pas très importante (10

jours en moyenne). *Malgré le maintien d'une température élevée,* le moment venu, *A. frauenfeldi hiberne.* L'influence de la température élevée recule légèrement l'entrée en hibernation sans l'annuler. Donc, bien que les conditions externes de température restent favorables, les modifications de l'état physiologique interne de l'individu et du groupe auquel il appartient l'emportent sur ces conditions écologiques: c'est un *caractère de vraie diapause.*

2e Expérience : 200 ouvrières + 20 larves + 10 cocons.

Nous retirons d'un élevage prospère, avec reine et couvain, quatre lots, formé chacun de 200 ouvrières, de 20 larves et de 10 cocons. Ces quatre groupes sont mis en octobre à une température constante de 26°C.

Nous constatons que les ouvrières s'occupent du couvain jusqu'à sa complète évolution, (fin novembre-début décembre), et dès sa disparition, les ouvrières s'immobilisent graduellement en prenant l'attitude caractéristique de repos, et ne consomment plus la nourriture.

Interprétation des résultats :

Là encore il n'y a presque pas de différence avec les ouvrières vivant à la température du laboratoire (entre 22 et 15°C en moyenne). Donc la température élevée n'a pas empêché les ouvrières d'hiberner dès la disparition du couvain. C'est un autre exemple d'un caractère de diapause: les conditions physiologiques internes l'emportent sur les conditions écologiques favorables du milieu externe.

3e Expérience : femelle + 200 ouvrières.

Qu'arriverait-il si nous exposons des élevages, où la reine vient d'arrêter sa ponte en octobre, à une température constante de 26°C pendant cinq mois?

Nous avons pris, au début d'octobre, 10 lots composés chacun d'une reine et de 200 ouvrières, afin de les observer, au cours de la période où normalement nos fourmis sont au repos.

Les faits suivants ont été alors constatés:

— La nourriture, consommée au début de l'expérience, est

complètement négligée lorsque les ouvrières sont au repos.

— Trois reines disséquées en janvier ont montré des ovaires ayant un aspect identique à celui des femelles normalement hibernantes.

— La mortalité parmi les ouvrières est assez élevée. D'ailleurs toute la société s'affaiblit et présente des signes de fatigue.

— Fin mars-début avril, une nouvelle ponte royale débute. Elle est relativement faible et en retard par rapport à ce qu'on voit dans la nature.

Interprétation des résultats :

a) Une société entrant en période de repos subit l'action de l'élévation de la température, mais ne tarde pas à revenir à l'état de repos lorsque cette température élevée se maintient. La reine semble accuser plus que les ouvrières l'influence de l'élévation de la température, car elle émet des œufs qui se développent grâce aux soins prodigués par les ouvrières. Pourtant malgré l'action prolongée de la température, la reine s'arrête de pondre et les ouvrières «hibernent» dès l'évolution complète du couvain. Autrement dit: une fois que l'action de l'élévation brusque de la température est dissipée, la société rentre alors dans une période de repos complet et échappe entièrement à l'action prolongée de la température. Si nous considérons cette élévation brusque de la température comme un «choc opératoire thermique» provoqué par l'expérimentation, donc d'un effet momentané, nos résultats sont alors semblables, à ceux de B. HOLDOBLER (1961) dans ses travaux sur les espèces *Componotus ligniperda et C. herculeanus.* Ces fourmis, élevées «au chaud», entrent cependant en état d'hivernage, le moment venu. Signalons aussi que nos résultats sont différents de ceux de A. LEDOUX (communication personnelle) sur *Aphaenogaster senilis* qui est une fourmi sans diapause vraie.

b) Les dissections en janvier des reines soumises à l'expérimentation ont prouvé que le repos apparent de celles-ci est confirmé par l'arrêt de l'activité ovarienne.

c) Le fait de prolonger artificiellement la saison d'activité semble fatiguer l'organisme de la femelle et des ouvrières. Il en résulte une mortalité plus importante de celles-ci et un retard dans la reprise printanière de la ponte royale. Ce retard à été déjà constaté, dans des conditions expérimentales semblables, chez *Leptothorax nylanderi* étudiée par L. PLATEAUX (1970).

Il remarque: «que les variations thermiques en élevage ne produisent pas toujours une reprise. Il faut d'abord que ces variations soient bien placées dans le temps; même bien placées en apparence, elles ne sont pas toujours efficaces.»

Dans cette expérience, le réveil n'est que momentanné et malgré la persistance de conditions écologiques favorables, l'état physiologique interne de la reine et de la société l'emporte: c'est donc un caractère de diapause vraie.

4e Expérience: femelle + 200 ouvrières.

Dans cette série d'expériences nous essayons de répondre à la question suivante: qu'arriverait-il à une colonie entrant en repos si la saison hivernale est expérimentalement réduite?

Nous avons expérimenté sur trois séries de 5 lots formés chacun d'une reine et de 200 ouvrières capturées dans la nature, la veille du départ de l'expérience. Après un séjour de 24 heures au laboratoire, séjour nécessaire au repos des colonies perturbées par le ramassage, les différents lots sont placés dans une enceinte thermostatique où la température est maintenue constante et égale à 26°C. Au cours des deux mois que dure l'expérience, les fourmis reçoivent une nourriture abondante et variée. Pour évaluer la fertilité de la reine, nous avons enlevé à la fin de chaque semaine les œufs qui sont comptés puis détruits.

La première série d'expériences débute au début de novembre. La température moyenne à l'abri de l'air est alors de 19°C. Une partie des sociétés récoltées est en position de repos, le reste est actif. Nous avons négligé les sociétés encore entièrement actives.

La deuxième série d'expériences, débute au début de décembre. La température du milieu extérieur est alors de 15,6°C en moyenne et la majorité des colonies sont en hiberna-

tion complète. Nous avons négligé les quelques sociétés ayant encore des cocons.

La troisième série d'expériences débute au début de janvier, période à laquelle toutes les colonies sont en hibernation complète. La température sous abri étant alors de 13°,6 C en moyenne.

Les résultats obtenus pour chacune de ces 3 expériences sont rapportés dans le tableau. Ces résultats sont comparés avec la ponte de trois nids témoins formés chacun d'une reine et de 200 ouvrières capturés dans la nature en février et placés à 26°C, le 1er mars. Ces nids témoins ont donc passé une hibernation normale.

Semaines	1	2	3	4	5	6	7	8	Moyenne du nombre d'œufs
mis à 26°C début nov.	0	0	0	4	10	9	4	3	3,7
début déc.	0	22	54	68	58	59	46	25	41,5
début janv.	26	78	130	198	108	93	90	65	98,5
début mars. hibernation naturelle, nids témoins	38	121	175	206	128	106	121	111	125,75

TABLE 1 : Moyenne hebdomadaire de ponte royale, quand les sociétés formées de ♀ + 200 ☿ ♀, sont mises à 26°C aux différents mois cités dans le tableau.

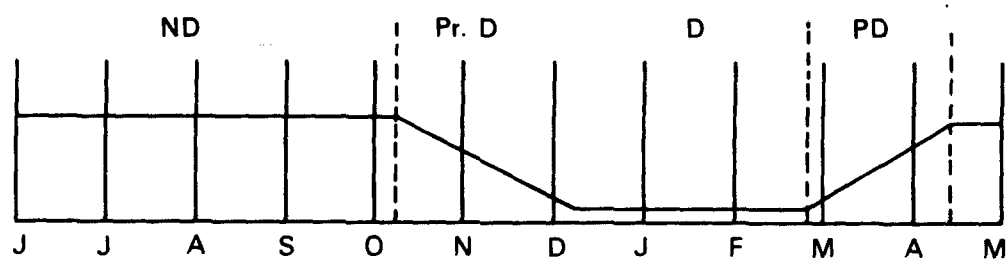


FIG. 1 : Les différentes étapes du cycle évolutif annuel de la société d'*A. frauenfeldi*.

ND = période active. D = diapause.
PrD = prédiapause. PD = post diapause.

Résultats :

Série 1 : Durant les 3 premières semaines, aucune ponte n'est observée dans les 5 élevages. A partir de la quatrième semaine, une ponte très faible apparaît et se maintient jusqu'à la fin de l'expérience.

Série 2 : La reprise de la ponte commence une semaine après le début de l'expérience; sa moyenne par semaine est de 41,5; tandis que les nids témoins ont une moyenne de 125,75. Cette ponte est donc relativement faible.

Série 3 : La ponte débute dès la première semaine. Elle est plus abondante que celle du cas précédent sans atteindre toutefois celle des nids témoins. La moyenne par semaine est de 98,5.

Interprétation des résultats :

a) Le séjour prolongé à une température élevée n'est pas favorable à la ponte des Fourmis qui «se fatiguent»; par contre un séjour à une température basse «repose» les Fourmis et la femelle se remet à pondre dès que la température du milieu redevient adéquate.

b) Une température élevée, imposée à des colonies identiques, à différents moments de leur période de repos, montre une différence nette dans le taux de ponte des reines. Plus la température élevée tarde à agir, plus la ponte de la reine devient abondante. Ceci montre le besoin d'hibernation de la société.

c) L'hibernation est une nécessité physiologique. *Ce repos obligatoire, même de courte durée, peut être considéré comme une diapause.* Le réveil de la société expérimentée est partiel et tarde à se manifester.

d) Ces sociétés, une fois remises au laboratoire, ne pondent plus car elles sont physiologiquement épuisées. C'est donc l'état «interne» des sociétés qui conditionne le cycle.

Pour toutes ces raisons nous croyons que c'est un cas de diapause vraie.

5e Expérience : 400 ouvrières placées à 26°C en décembre-janvier.

Les sociétés d'ouvrières orphelines d'*A. frauenfeldi* pondent

normalement durant la période allant de mai à août. L'entrée en hibernation de ces sociétés commence à la fin d'octobre. La rupture de celle-ci commence en mars.

Qu'arriverait-il à une société orpheline en hibernation quand elle est placée en décembre ou janvier à la température de 26°C.?

Nous avons pris 400 ouvrières vers la fin de décembre. Elles étaient en hibernation au laboratoire depuis 5 à 6 semaines. Ces ouvrières sont placées à 26°C et une nourriture adéquate leur est offerte. Le lendemain les ouvrières se réveillent, s'activent et se nourrissent. Dix jours après, une ponte abondante est observée, elle dure à peu près trois mois. A la fin de février des mâles font leur apparition. En début mai, ces ouvrières sont remises au laboratoire, où la température est alors de 20°C. Durant toute cette année ces ouvrières ne pondent plus, tandis que les sociétés orphelines, qui ont passé l'hiver au laboratoire, pondent normalement à partir de mai.

Donc un mois d'hibernation est suffisant pour reposer les ouvrières qui se réveillent et se mettent à pondre sous l'effet de la température de 26°C. Cette température élevée stimule l'activité des Fourmis reposées, contrairement à ce que l'on observe chez les Fourmis terminant leur période d'activité et qui ne sont plus alors influençables par ce stimulant.

Interprétation des résultats :

Nous pouvons donc conclure que la température élevée est un stimulant efficace des fourmis reposées et non des fourmis physiologiquement fatiguées. Le facteur température ne peut agir sur un organisme déterminé que si cet organisme est préparé à accepter l'influence d'un tel facteur. La préparation de l'organisme exige une phase de repos favorisée par le froid et correspondant à la période de l'hiver.

B — *Sociétés soumises à un gradient thermique :*

6e Expérience :

En réalisant l'étude expérimentale du thermopréférendum, nous avons placé des colonies de formation variée dans des

tubes-nids comme ceux utilisés par TOHMÉ (1972 a). Ceux-ci offrent aux colonies étudiées un gradient thermique allant de 5 à 50°C. Nous avons retenu et mis à part plusieurs observations qui sont venues confirmer nos expériences et nos résultats sur l'hibernation et l'activité d'*A. frauenfeldi*. Parmi ces expériences, citons les suivantes:

a) 300 ouvrières orphelines.

A la même période de l'année où la 5e expérience est réalisée, deux colonies de 300 ouvrières orphelines chacune, sont placées dans des tubes-nids. Ces ouvrières sont capturées dans la nature vers la fin de décembre, et la mise en expérience a lieu le même jour. Le transvasement des ouvrières dans le tube-nid, s'effectue par l'orifice placé au niveau de 20°C.

Au cours des 12 premiers jours, les fourmis se déplacent dans le tube-nid entre les points où les thermomètres indiquent 16 et 22°C. D'autres ouvrières se hasardent dans les régions plus froides du tube. Puis, brusquement, un amas, de plus en plus important de fourmis, se remarque au niveau de 10°C. Cet amas reste ainsi constitué durant six semaines, durée après laquelle nous arrêtons l'expérience.

Ainsi des ouvrières en hibernation se réveillent, quand elles sont placées à 20°C, mais elles ne tardent pas à se remettre en hibernation, lorsque la possibilité d'une région froide est offerte. Il semble que la température élevée est choisie lorsque les ouvrières sont physiologiquement préparées; c'est-à-dire, en état de repos suffisant. Or ces fourmis, ici, ne le sont pas et c'est pour cela qu'elles ont été attirées plutôt par les températures froides.

b) Femelle + 200 ouvrières en janvier.

Nous avons pris dans la nature au début de janvier, une société formée d'une reine et de 200 ouvrières. Nous les avons placées dans le tube-nid du thermopréférendum à l'emplacement où le thermomètre indique 20°C. Au début de l'expérience deux groupements se forment autour de 23°C puis fusionnent en se dirigeant vers les zones de 20 et 18°C, où ce groupement se maintient compact et plus ou moins immobile autour de la reine pendant quatre semaines.

L'hibernation donc se poursuit même à la température de 18°C, bien que des régions plus chaudes soient offertes à ces fourmis.

c) Femelle + 200 ouvrières en février.

Une société formée d'une reine et de 200 ouvrières est prise dans la nature au début de février; placée dans le tube-nid dans les mêmes conditions que précédemment, elles se groupent au niveau de 21°C au début. Puis une semaine plus tard l'ensemble se déplace vers 25°C. La reine attire ainsi les ouvrières qui l'entourent et les maintient autour d'elle. La ponte royale s'observe 18 jours après le début de l'expérience.

Interprétation des résultats :

— La société en hibernation se réveille quand, secouée, elle est placée à une température supérieure à celle où elle se trouvait.
— Ce réveil est de courte durée car la société ne tarde pas à se «rendormir» lorsqu'une zone froide lui est offerte.
— Le réveil des ouvrières est définitif lorsque la ponte de la reine commence.
— Pour que la température élevée puisse être acceptée par les sociétés d'*A. frauenfeldi,* il faut que celles-ci soient physiologiquement préparées à l'être. En d'autres termes, il semble que la période de repos doit être suffisante pour que la température élevée induise les Fourmis hibernantes à se réveiller.

C — *Influence des basses températures sur les Fourmis ayant terminé leur cycle annuel de ponte :*

7e Expérience :

Qu'arriverait-il si, dès l'arrêt naturel de la ponte dans une société, nous plaçons cette société à une basse température pendant un certain temps, puis nous la remettons à la température du milieu ambiant ?

a) Femelle + 500 ouvrières.

Une société formée d'une reine et de 500 ouvrières, et vivant au laboratoire, s'arrête de pondre au mois de juillet.

Le 2 août suivant nous plaçons cette société dans une enceinte thermostatique à 10°C pendant dix jours. Cette température arrête l'activité de la société sans léser les différents individus qui la constituent. Après ces 10 jours, cette société est ramenée au laboratoire dont la température moyenne alors est de 27°C. Une semaine après la reine se remet à pondre et les ouvrières s'occupent du nouveau couvain. La durée de cette nouvelle ponte est de quatre semaines. La moyenne de ponte hebdomadaire est de 32 œufs. (Dans les conditions naturelles, et pour une société identique sortant d'hibernation, la moyenne hebdomadaire de ponte est de 150 à 200 œufs).

Nous avons répété cette expérience avec d'autres colonies qui nous ont donné des résultats semblables.

Donc malgré la température élevée de juillet-août, il peut y avoir un arrêt physiologique de la ponte royale. La mise en hibernation forcée, même de courte durée, impose un repos, au cours duquel, il semble qu'une ovogenèse probable se prépare, provoquant une nouvelle ponte, dès le retour à la température du milieu. La courte durée ici, de ce repos forcé, pourrait expliquer la faiblesse de la nouvelle ponte.

b) 300 ouvrières orphelines.

Une société de 300 ouvrières orphelines pond au laboratoire entre mai et juillet. Nous verrons dans le chapitre suivant que la longévité des ouvrières est de 3 ans en moyenne et qu'une seule vague de ponte a lieu annuellement.

Cette société est placée en fin juillet à 10°C pendant une semaine. A cette température, les ouvrières dorment et ne se nourrissent plus. A la fin de cette semaine les ouvrières sont rendues à la température du laboratoire qui est alors de 27°C en moyenne. On assiste alors à un réveil des ouvrières puis, 6 jours plus tard, une nouvelle vague de ponte s'observe.

Ainsi le repos forcé est suivi par une vague de ponte supplémentaire.

Interprétation des résultats :

Malgré la température élevée des mois de juillet et d'août la ponte diminue et parfois s'arrête.

Une saison de froid «extra» semble permettre aux pondeuses de refaire leur «stock» d'ovules, grâce à un repos forcé. L'alternance des périodes d'activité et de repos semble être nécessaire à la bonne marche du cycle évolutif de nos fourmis. La température élevée ou basse, ne semble pouvoir agir que si l'état physiologique de ces fourmis s'y prête. Le repos est obligatoire. Ainsi on voit dans la nature en février-mars, et après le repos hivernal, les reines pondre, alors que la température du milieu ambiant est de 14-15°C en moyenne. De même qu'en juillet-août, et après la vague de ponte printanière, certaines reines s'arrêtent de pondre malgré la température élevée du milieu.

TOUTES CES EXPÉRIENCES PROUVENT QUE *A. frauenfeldi* ENTRE EN DIAPAUSE MALGRÉ DES CONDITIONS FAVORABLES À LA PONTE ET À L'ACTIVITÉ.

4. DESCRIPTION DES DIVERSES ÉTAPES DU CYCLE ANNUEL

Nous pouvons diviser le cycle annuel d'*A. frauenfeldi* en 2 stades.

1) Le stade actif ou période de non diapause (ND) caractérisé par:

— une activité normale de tous les individus de la société.
— une ponte et un développement normal du couvain.
— un accroissement naturel de la société.

2) Le stade de repos que nous désignons par (D) ou diapause subdivisée en prédiapause, en diapause vraie et en post-diapause (fig. 1).

Le stade pré-diapause : prépare la diapause vraie, il s'annonce par un ralentissement de la ponte royale et débute par l'arrêt de cette ponte, qui a lieu au cours de la 2e quinzaine d'octobre. La prédiapause se caractérise par:

a) Une diminution de la consommation de la nourriture par la société.

b) Une montée progressive des ouvrières à la surface du sol, elles viennent s'agglomérer sous des pierres plates qui leur serviront désormais de loges hivernales. Les ouvrières prennent alors une attitude particulière: les pattes des ouvrières dormantes se replient sous le corps, la tête est repliée vers le bas, les antennes sont rejetées vers l'arrière et collées sur le côté dorsal. Ces ouvrières qui prennent une attitude de repos s'entassent les unes sur les autres.

c) Les ouvrières qui sont restées actives s'occupent des dernières larves de la saison et aident à l'éclosion des ouvrières nouveau-nées.

La diapause vraie commence avec la disparition du dernier cocon provenant de la dernière larve, elle a lieu au cours de la première semaine de décembre.

La caractéristique la plus remarquable, de ce stade est l'absence totale du couvain.

La société est agglomérée en boule et suspendue à la pierre qui lui sert de loge. Nos fourmis ressemblent par là à *Leptothorax nylanderi* étudiée par PLATEAUX (1970). Cet auteur trouve que l'état de repos d'une colonie de cette espèce, se reconnaît à plusieurs signes entre autres, la formation d'un ensemble ramassé dans un espace relativement restreint. Les ouvrières, étant en complète torpeur, réagissent difficilement à une excitation externe. Aucune nourriture n'est alors consommée.

Les dernières ouvrières nouveau-nées se distinguent par leur coloration claire qu'elles gardent au cours de cette étape: elles n'ont pas eu le temps de compléter leur pigmentation.

D'un point de vue physiologique et comme manifestation de la diapause, il nous est arrivé de constater, lors de certaines expériences nécessitant l'utilisation du CO_2, comme anesthésique, que les ouvrières sont moins sensibles en hiver à l'action de ce gaz qu'en été. Durant la période active de l'été, il faudrait, aux ouvrières d'un nid artificiel déterminé, 10 secondes, par exemple, d'exposition à un jet de CO_2, pour s'endormir. Par contre, nous avons remarqué, d'une manière empirique, qu'il faudrait 15 à 20 secondes en période de repos hivernal pour obtenir le même effet sur un groupe identique. Donc les groupements diapausants

semblent mieux résister, à l'action de cet anesthésique que les sociétés actives.

En fin février-début mars, la reprise de l'activité se manifeste par l'apparition des premiers œufs de reine de l'année. Cette reprise n'est cependant pas assez forte car la ponte est peu importante.

La post-diapause est caractérisée par la reprise progressive d'activité de la colonie.

Nous assistons, à peu près, aux mêmes phénomènes observés au cours de la pré-diapause, mais le déroulement s'effectue en sens inverse: les ouvrières se détachent par petits groupes de l'amas initial, vaguent à leurs diverses activités, recherchent la nourriture et soignent les œufs. La «boule» diminue progressivement d'importance, les ouvrières quittent la pierre pour pénétrer de nouveau à l'intérieur du sol.

Cette période se termine par la reprise complète de l'activité de toutes les ouvrières et par l'apparition des premières larves, ceci durant la première semaine d'avril.

La température est un facteur inducteur qui modifie sensiblement la durée de la pré et de la post-diapause. Une température élevée, aux mois de septembre-octobre, retarde quelque peu l'entrée en prédiapause; tandis que la fréquence des «Khamsines» (vents chauds fréquents en mars-avril), peut raccourcir la période de la post-diapause, alors qu'au contraire un printemps froid prolonge la post-diapause.

5. Caractéristiques de cette diapause

La description des différentes phases de la diapause et l'étude expérimentale de celle-ci permettent d'en déduire les caractéristiques éthologiques, morphologiques, physiologiques et biologiques.

A — *Caractéristiques éthologiques:*

La migration progressive de toute la société vers la périphérie du sol annonce la diapause et le retour inverse vers l'intérieur

du sol marque la post-diapause. D'ailleurs une telle migration saisonnière à été observée chez les reines de *Formica nigricans* et *F. polyctena* qui ont servi à GOSSWALD et BIER (1953-1957) pour étudier la détermination des castes chez les fourmis, et chez *Dolichoderus quadripunctatus* où une véritable «transhumance» commence, au printemps et en automne, sous l'influence des changements climatiques. (TOROSSIAN, 1966).

L'attitude de repos et l'état de torpeur qui durent plus de trois mois marquent un changement net dans le comportement généralement si actif des ouvrières.

Les groupements d'ouvrières orphelines s'endorment plus tôt et se réveillent plus tard que les groupements où la reine et le couvain sont présents. Dans les sociétés où la reine est présente celle-ci semble être la première à s'endormir et la première à se réveiller. La reine ainsi que le couvain sont des pôles d'attraction. Ceux-ci attirent les ouvrières qui les soignent.

La constitution de l'agglomération en un seul paquet, parfois très important, rassemble tous les individus de la société.

La reine est diapausante à partir de novembre, donc avant les ouvrières; la rupture de la diapause est provoquée, par la reprise de la ponte royale s'effectuant avant le réveil des ouvrières.

Les ouvrières âgées entrent en diapause avant les ouvrières jeunes; celles-ci sont les dernières à prendre la position de repos.

B — *Caractéristiques morphologiques :*

Les ouvrières d'*A. frauenfeldi* nées en novembre, achèvent leur pigmentation au moment de la reprise de l'activité. Les appendices, des ouvrières complètement formées, sont noirs. Les jeunes ouvrières se distinguent par des appendices plus clairs, allant du rouge au noir. Ces appendices restent ainsi colorés au cours de l'hiver et font distinguer plus facilement les dernières ouvrières apparues dans le groupe. Cette double coloration dans la population hivernale a été observée chez *Plagiolepis pallescens var. ancyrencis* Em. (Observation personnelle).

C — *Caractéristiques physiologiques :*

Les caractéristiques physiologiques apparaissent dans quatre domaines particuliers:

— Le taux de mortalité.
— Le changement de l'aspect des corps gras.
— Le développement ovarien.
— La résistance à l'action du CO_2.

1) *Le taux de mortalité*.

A la reprise d'activité, l'inventaire de nos élevages, permet d'éliminer les ouvrières mortes en hiver; nous constatons alors que:

— La mortalité en période de diapause est plus faible qu'en période active pour des nids ayant le même effectif.
— Le pourcentage des cadavres paraît d'autant plus élevé que la population initiale est plus réduite. En effet, ce pourcentage est autour de 60% pour les groupements de 50 ouvrières, de 40% approximativement pour les sociétés formées de 100 ouvrières; le pourcentage tombe à 25% à peu près pour une population initiale de 200 ouvrières et arrive à 12% pour les sociétés dont l'effectif est supérieur à 300 individus. Ainsi il y a une corrélation étroite entre l'importance du groupe initial et le taux de mortalité.

Nos résultats concordent ici avec ceux de TOROSSIAN (1966) sur *Dolichoderus quadripunctatus*. Cet auteur a montré que ce phénomène est une manifestation de l'effet de groupe tel qu'il a été défini par GRASSÉ (1946) et par CHAUVIN (1952).

— Il a été exclu que les fourmis groupées en boule modifient les conditions microclimatiques. Des thermomètres fins placés au milieu de la boule des fourmis ne nous ont pas montré de différence de température avec l'extérieur.

Ce phénomène est sans doute la conséquence de stimulations complexes essentiellement d'ordre tactile, car le fait de se constituer en boule semble favoriser la résistance de ces fourmis au froid de l'hiver.

2) *Changement dans l'aspect des corps gras.*

Nous rencontrons en période active, non diapausante, une bonne proportion d'ouvrières au gastre gonflé (en période de diapause vraie les ouvrières ont un gastre réduit). Les dissections effectuées aux différentes périodes de l'année, ont montré chez la reine et les ouvrières d'*A. frauenfeldi* un corps gras peu abondant en hiver et beaucoup plus abondant en été.

3) *Le développement ovarien.*

Le cycle ovarien de la reine passe lui aussi par une période de repos, les dissections effectuées en hiver montrent des ovaires formés chacun de 20 à 22 ovarioles filamenteux, tubulaires qui présentent une largeur presque uniforme jusqu'à leur base car les ovocytes qu'on distingue à peine, ne sont pas mûrs. En revanche les dissections similaires effectuées en juillet montrent des ovaires ayant un aspect bien différent car les ovarioles, filamenteux à leur extrémité, s'élargissent beaucoup à leur base et montrent des ovocytes à différents stades de leur évolution. On compte alors une dizaine d'ovules mûrs dans chaque ovaire (Fig. 2).

A titre d'exemple, signalons:

a) Chez une femelle fécondée pondeuse, les ovarioles sont repliés dans le gastre et leur longueur atteint une moyenne de 0,87 cm; tandis qu'ils sont à peine développés chez les femelles vierges.

b) En août, l'on peut dénombrer dans chaque ovaire d'une femelle 7 à 12 grands ovocytes (longueur = 0,51 mm; largeur = 0,33 mm en moyenne).

c) En décembre on n'observe pas de grands ovocytes dans les ovaires d'une femelle. Les plus grands ont à peine: une longueur = 0,25 mm et une largeur = 0,12 mm en moyenne).

4) *La résistance au CO_2.*

Plusieurs auteurs, entre autres RIBBANDS (1949), FYG (1950) WEIR (1957) BONTPART (1964) ont mentionné l'action néfaste du CO_2 sur les fourmis. Pour anesthésier une colonie de 500 individus en période active, nous devons lui envoyer le jet de

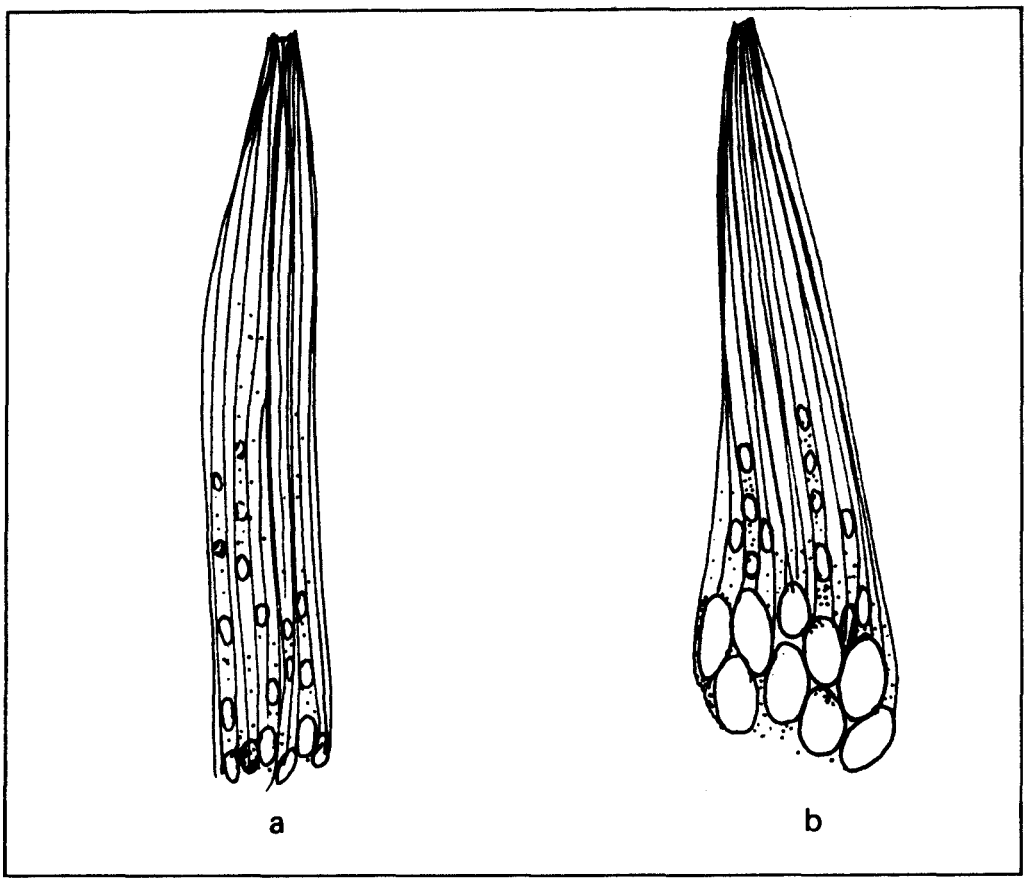


FIG.: En (a) ovaire d'une femelle fécondée disséquée en janvier.
Ovocytes à peine visibles: 20 à 21 ovarioles par ovaire.
En (b) ovaire d'une femelle fécondée disséquée en juin.
6 à 10 ovocytes mûrs par ovaire.
Longueur d'un ovariole 8,7 mm; largeur 0,1 mm.

CO_2 durant 15 secondes tout au plus. Par contre, pour endormir une société d'égale importance en état de repos, il faut au moins 25 secondes d'exposition au jet de gaz, pour que tous les individus de la société s'endorment et se détachent de la boule. —Ainsi le CO_2 atteint plus facilement une fourmi active qu'une fourmi au repos, car toutes les fonctions de l'organisme sont au ralenti.

On distingue aussi, que l'action du CO_2 est légèrement différente entre la prédiapause, la diapause et la post-diapause. Les fourmis sont moins sensibles à l'action du CO_2 quand elles sont en diapause.

L'état de diapause fait donc augmenter la résistance des fourmis à l'action néfaste du CO_2.

D — *Caractéristiques biologiques :*

L'arrêt de ponte et le manque de couvain dormant classent ces fourmis parmi les insectes hétérodynames. Nos fourmis sont proches par ce caractère de l'espèce *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN 1966). Comme il n'y a pas de couvain en hiver, il n'y a donc pas de diapause pour le couvain.

La sécrétion irritante (phénomène d'alarme ressemblant à celui observé chez *Pogonomyrmex badius* par WILSON (1959 et 1962) et provoquant un comportement identique) que les fourmis rejettent au moment des prélèvements est beaucoup plus forte dans une société active que dans une société diapausante ayant le même effectif. *Donc l'activité glandulaire est réduite à la période de repos.*

6. CONCLUSIONS GÉNÉRALES DU CHAPITRE

a) Chez *A. frauenfeldi* il n'y a pas de couvain dormant, la reine et les ouvrières entrent en diapause complète au cours de l'hiver. Par contre les ouvrières de l'espèce *M. ebeninus* (TOHMÉ, 1972 a) qui vit dans le même biotope restent actives en hiver, tandis que leur reine s'arrête de pondre et leurs larves diapausent. *Le cycle annuel n'est pas imposé par les variations climatiques ; il s'agit d'un cycle interne que l'on peut influencer mais non éliminer* en faisant agir la température. Cette température est un facteur inducteur qui prolonge ou raccourcit la prédiapause, et la post-diapause. Le repos physiologique est obligatoire comme l'a trouvé PLATEAUX (1970) pour *Leptothorax nylanderi.*

La reprise de la ponte par la reine a lieu normalement lorsque la température dans le sol est encore faible (13 à 15°C).

b) Une température constante, constituerait un facteur qui fatiguerait physiologiquement les sociétés, beaucoup plus qu'une thermopériode quotidienne. Mais nos expériences ont plutôt une valeur relative et les résultats sont donnés à titre indicatif.

c) En essayant de prolonger artificiellement la période d'activité de nos Fourmis en les soumettant à l'action d'une température de 26°C, on remarque alors:

— Une réponse «rapide» au choc thermique suivie d'un repos malgré le maintien de la température à 26°C.

— L'examen des ovaires des femelles expérimentées confirme l'état de repos.

— Si le facteur thermique est utilisé après une certaine période d'hibernation, la reprise de la ponte est d'autant plus rapide et plus importante que cette hibernation est longue. Une hibernation même de courte durée est nécessaire à la reprise.

En résumé, deux phénomènes essentiels sont à retenir:

a) *Le prolongement artificiel de l'activité estivale sous l'effet de la chaleur, ne peut pas durer indéfiniment: la société rentre au repos bien que les conditions thermiques restent favorables.*

b) *Une société au repos depuis un mois à peu près, ne répond pas tout de suite à l'action de la chaleur. Il faut trois semaines en moyenne pour que la reine ponde quoique faiblement. Notons que la reprise est plus rapide lorsque l'hibernation est suffisante.*

Si nous admettons que ces deux phénomènes sont suffisants pour caractériser la diapause obligatoire, nous pouvons alors répondre à la question posée: diapause ou quiescence? par diapause.

HUITIÈME CHAPITRE

BIOLOGIE DES OUVRIÈRES ORPHELINES

INTRODUCTION

Nous avons déjà signalé que le pourcentage de colonies sans reines que l'on rencontre dans la nature, entre novembre et février, est de 42%. Ce pourcentage diminue beaucoup entre avril et septembre. Il devient alors à peu près de 5 à 10%. Comment expliquer cette diminution? Rappelons qu'en automne la fourmilière émigre verticalement et quitte les abris souterrains pour loger par 2,3 ou 4 groupes sous des pierres plates en surface. Ces groupes, espacés les uns des autres de 30 à 60 cm, sont d'importance inégale, mais le plus important contient généralement la reine et un certain nombre d'ouvrières et les plus petits 300 à 400 ouvrières. Quand la fourmilière est jeune, un seul groupe se forme à la surface du sol.

Nous allons étudier dans ce chapitre, le polycalisme et essayer de caractériser la ponte des ouvrières et sa physionomie pour en tirer les conditions de ponte, le cycle vital et l'influence de différents facteurs sur ce cycle et sur la diapause. Nous terminons le chapitre par une étude du déterminisme de l'inhibition royale.

1. LE POLYCALISME

Pour expliquer l'absence de reine dans certains nids et le voisinage de groupements d'ouvrières, nous avons entrepris de mélanger, ces petits groupements dans un même élevage. Nos expériences étant réalisées à la fin de la période d'hibernation,

nous avons constaté alors une fusion complète de ces groupements, sans aucune manifestation d'hostilité. Nous reproduisons, à titre d'exemple, l'élevage suivant:

Le 20-2-1973, ramassage sous 3 pierres assez proches, de 3 groupes de fourmis dont le plus important contenait une reine. Ils furent placés séparément dans 3 coins d'une grande boîte (3 × 30 × 40 cm) rattachée à un nid de type Janet. Trois semaines après le début de l'expérience, un seul groupe se forme dans le nid.

En essayant de reproduire la même expérience avec des groupements pris dans des endroits différents et espacés, toutes nos tentatives ont échoué. Les manifestations d'hostilité se traduisent par des coups de mandibules qui tendent à amputer les appendices de l'adversaire; l'abdomen est ramené vers l'avant dans l'attitude caractéristique des fourmis qui projettent du venin: une petite goutte apparaît alors à l'extrémité de l'abdomen, l'assaillante tente de la déposer sur l'adversaire.

D'autre part, un élevage de 2000 à 3000 ouvrières à peu près, occupant 3 nids Janet reliés ensemble, commence au début de l'hibernation à former, dans les différents coins qui lui sont offerts, des petits groupes stables, dont l'un contient la reine. Au réveil printanier, ces différents groupes se mélangent pour former de nouveau une colonie unique.

Il semble donc que le polycalisme chez *A. frauenfeldi,* bien que fréquent, revêt une forme spéciale saisonnière. Ainsi à la reprise d'activité, les calies s'enfoncent dans le sol et se regroupent souvent en une seule colonie. Parfois un groupe orphelin reste indépendant; d'où le faible pourcentage de colonies orphelines observées en été.

Le polycalisme a été étudié chez différentes fourmis, entre autres chez des espèces plus ou moins arboricoles, telles que *Oecophylla longinoda* (LEDOUX, 1950), *Crematogaster scutellaris* (SOULIÉ, 1962) et *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN, 1960 et 1966).

Deux possibilités s'offrent aux ouvrières évoluant sans relation avec leur reine:

1° — Elles peuvent avoir du couvain viable.

2° — Elles peuvent adopter une femelle essaimante.

Mais avant d'étudier sous qu'elles conditions ces groupes orphelins peuvent évoluer d'une façon autonome, voyons quelques caractéristiques des groupements d'ouvrières orphelines.

2. Caractéristiques de la ponte des sociétés orphelines

1) *Nombre social :*

Le plus petit groupe d'ouvrières orphelines, capables d'émettre des œufs pouvant évoluer normalement jusqu'au stade adulte, est formé de 9 individus chez *A. frauenfeldi.*

Pour trouver ce résultat, nous avons fait vivre en élevage, des groupes de 25, 20, 15, 10 et 5 ouvrières. Dans le dernier groupe, les ouvrières sont restées éparpillées, ont survécu un laps de temps plus ou moins court, puis ont disparu sans pondre. Dans les lots de 10 ouvrières, les individus se sont groupés et ont pondu 17 jours après leur installation en laboratoire.

Voici à titre d'exemple, l'évolution du nid A 65:

15- 5-73: 10 ♀
16- 5 : 9 ♀
2- 6 : 9 ♀ + 4 w
11- 6 : 9 ♀ + 3 w + 1 L2
16- 6 : 9 ♀ + 2 w + 1 L2 + 2 L3
5- 7 : 9 ♀ + 1 w + 2 cocons
17- 7 : 9 ♀ + 1 cocon + 1 ♂
24- 7 : 8 ♀ + 2e ♂, le 1er étant mort.
12- 8 : 8 ♀
23-10 : 6 ♀
6-11 : 2 ♀

Chez *Odontomachus assiniensis* (Ledoux, 1952), 5 ouvrières forment une petite société capable de pondre. Chez *Dolichoderus quadripunctatus* (Torossian, 1966), il faut au moins un effectif de 30 ouvrières pour que le groupement ait une vie active avec ponte et élevage de couvain.

Chez *Leptothorax nylanderi* (Plateaux, 1970), des ouvrières uniques ont un maximum d'œufs et de larves après 40 jours de leur isolement et de leur maintien au chaud.

Chez *Messor ebeninus* (TOHMÉ, 1972 a), des groupes de 4 ouvrières peuvent émettre des œufs qui évoluent en larves, puis tout le groupe meurt. Il faudrait 70 ouvrières pour mener à bien l'apparition des mâles.

2) *Étude comparative des œufs de reine essaimante et des œufs d'ouvrières.*

Nous avons précédemment établi que:

— des reines essaimantes isolées pondent et peuvent fonder une société;

— des ouvrières orphelines sont capables de pondre.

Comparons ces 2 sortes d'œufs du point de vue aspect et taille:

On peut reconnaître, à première vue et dès qu'on en a l'habitude, les œufs de reine des œufs d'ouvrières. Les deux sont d'aspect laiteux, ceux des ouvrières sont plus cylindriques et légèrement plus petits.

a) Comparaison des longueurs des œufs d'ouvrières et des œufs de reines.

Courbe des œufs d'ouvrières	*Courbe des œufs de reine*
X = moyenne = 24,4	$\bar{X}'$ = 26,6
s = variance = 2,72	s' = 5,19
r = écart-type = 1,64	r' = 2,27
K = coefficient de variabilité = 6,75%	K' = 8,56%
N = nombre de mesures = 1021	N' = 1137

b) Comparaison des largeurs des œufs d'ouvrières et des œufs de reines.

Courbe des œufs d'ouvrières	*Courbe des œufs de reines*
$\bar{X}$ = 17,25	$\bar{X}'$ = 19,67
s = 0,89	s' 0,99
r = 0,94	r' = 0,99
K = 5,48%	K' = 5,03%
N = 374	N' = 300

Nous avons préféré représenter sur un même graphique (Fig. 1), les mesures de la somme des longueurs et des largeurs correspondantes de deux sortes d'œufs: œufs d'ouvrières et œufs de reines.

Remarque :

Si nous réduisons les unités micrométriques en mm, nous obtenons les mesures suivantes pour la taille des œufs.

femelle { longueur = 26, 6 um = 0,53 mm
largeur = 19,67 um = 0,29 mm

ouvrières { longueur = 24,04 um = 0,48 mm
largeur = 17,25 um = 0,25 mm

Interprétation statistique :

Selon la méthode utilisée par TOROSSIAN (1966) pour distinguer les deux sortes d'œufs chez *Dolichoderus quadripunctatus* et par d'autres auteurs tels que PASSERA (1969 a) et TOHMÉ (1972 a) l'interprétation du graphique nous permet de tirer les conclusions suivantes:

Les courbes se recoupent dans la zone située entre 0,78 et 0,84 mm. Pour connaître la probabilité pour qu'un œuf (ayant la somme de sa longueur et de sa largeur située dans cette zone) soit un œuf de reine, nous avons appliqué la formule de BAYES:

c) Somme de la longueur et de la largeur des œufs de reine et des œufs d'ouvrières.

Courbe des œufs d'ouvrières	*Courbe des œufs de reines*
$\bar{X} = 49,33$	$\bar{X}' = 56,72$
$s = 5,58$	$s' = 5,10$
$r = 2,36$	$r' = 2,25$
$K = 4,78\%$	$K' = 3,98\%$
$N = 1690$	$N' = 1460$

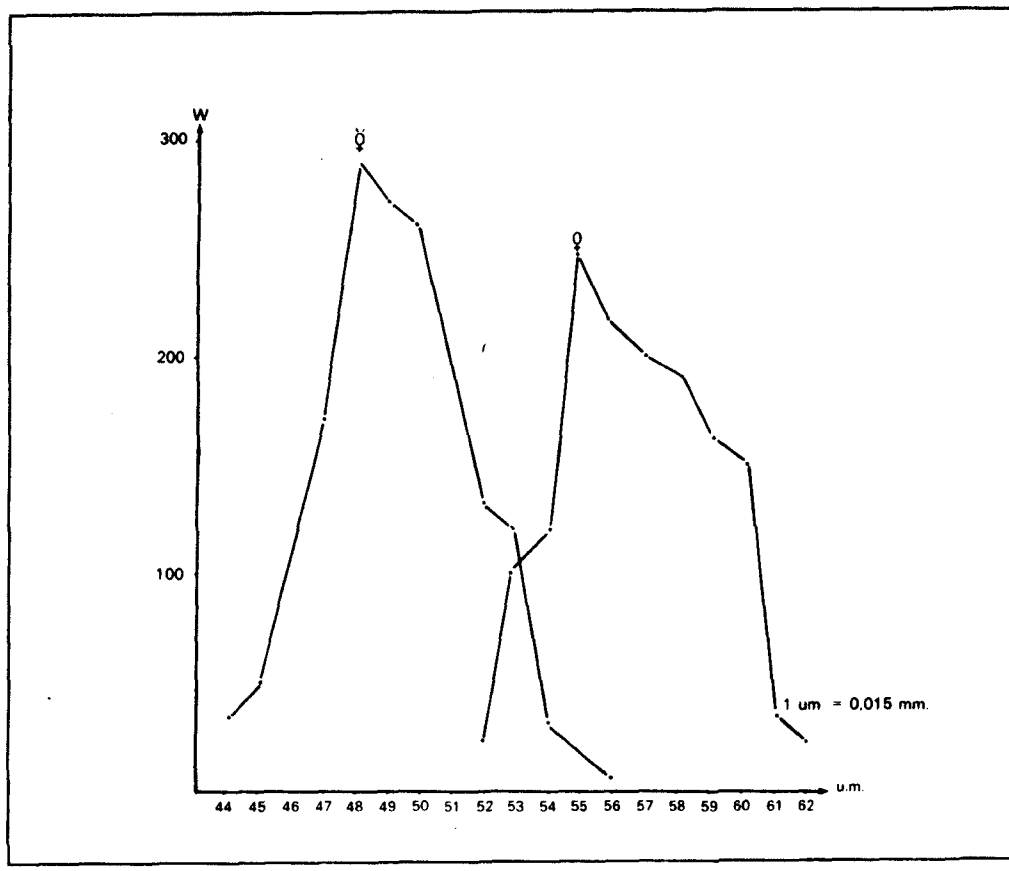


FIG. 1: Histogramme de la somme des longueurs et des largeurs (en unités micrométriques) des œufs de reines et d'ouvrières.

$$P = \frac{P1p1x}{P1p1x + P2p2x}$$

$$P1 = \frac{\text{nombre des œufs de reine}}{\text{nombre total des œufs.}}$$

$$P2 = \frac{\text{nombre des œufs d'ouvrières}}{\text{nombre total des œufs.}}$$

$$P1x = \frac{\text{nombre d'œufs de reine ayant la longueur x}}{\text{nombre total d'œufs de reine.}}$$

$$P2x = \frac{\text{nombre d'œufs d'ouvrières ayant la longueur x}}{\text{nombre total d'œufs d'ouvriéres.}}$$

Nous avons alors trouvé que pour la valeur de:

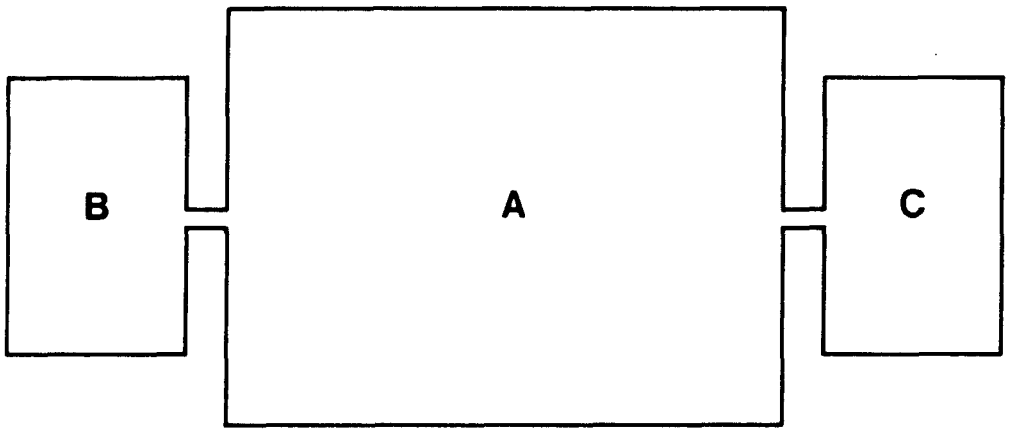
0,78 mm: P = 0,127

0,795 mm: P = 0,455
0,81 mm: P = 0,804
0,825 mm: P = 0,940
0,84 mm: P = 0,971

L'analyse biométrique des œufs rencontrés dans une société avec reine hébergée dans un petit nid, a montré la présence exclusive d'œufs de reine. Nous pouvons donc affirmer que *les ouvrières sont empêchées de pondre au contact de leur reine.*

3) *Influence de la reine :*

Rappelons que nos élevages sont réalisés dans des nids Janet ayant 16 × 10 × 3 cm. subdivisés en quatre loges communicantes et un réservoir d'eau. Ces petites boîtes sont reliées par un tube en matière plastique de 3 cm avec une grande boîte sèche en plâtre jouant le rôle d'un champ trophique, de forme rectangulaire ayant 40 × 30 × 3 cm. Pour étudier l'influence de la reine, nous rattachons de part et d'autre de la grande boîte sèche A, 2 petites boîtes humides B et C (Fig. 2 suivante).



Nous versons dans A une société complète ayant une reine + 1500 à 2000 ouvrières prélevées dans la nature au mois de janvier 1973. Quelques jours après, la reine et la majorité des ouvrières déménagent vers le nid Janet B; le reste des ouvrières s'agglomère dans la grande boîte A. Au début de mars, la reine commence à pondre et les ouvrières circulent légèrement. Une alimentation suffisante et variée leur est alors assurée. Puis l'on commence à voir dans le nid C presque vide jusqu'à présent, un

petit noyau d'ouvrières qui s'agrandit avec le temps. La reine installée dans le nid B ne quitte pas sa logette. Son couvain semble être soigné par toutes les ouvrières, qui en transportent une partie dans les autres loges. A la fin d'avril, nous constatons la présence de grands paquets d'œufs d'ouvrières, exclusivement dans le nid C. Les cocons sont transportés dans la grande boîte sèche où les adultes éclosent.

Interprétation :

La reine inhibe la ponte des ouvrières vivant en son contact. Cette inhibition se relâche et disparaît dès qu'un groupe d'ouvrières s'isole. Pour que l'inhibition soit levée il a suffi, dans l'exemple cité, que les ouvrières s'éloignent d'un peu plus de 40 cm.

Pour expliquer l'apparition des mâles dans les grandes sociétés de *Messor ebeninus*, TOHMÉ (1972 a) a supposé, sans l'avoir démontré expérimentalement, que des groupes d'ouvrières s'éloignent de leur reine, logent dans l'une des innombrables ramifications du nid et échappent ainsi à l'influence inhibitrice de leur reine.

L'analyse de l'expérience citée plus haut montre que, avant la ponte des ouvrières, un groupe d'ouvrières emporte une partie du couvain de la reine et s'isole avec. Ce couvain donnera plus tard des femelles et des ouvrières uniquement. A partir de ce moment aucun rapport ne semble plus exister entre ce groupe d'éleveuses et leur mère. Dès que le couvain emporté a suffisamment évolué, les éleveuses deviennent des pondeuses.

Les dissections des ouvrières, prises dans la même loge que la reine, montrent l'absence d'ovocytes dans les ovarioles. Les ovaires sont à peine visibles. En revanche, la dissection des ouvrières pondeuses montre, chez la plupart d'entre elles, des ovarioles développés.

BIER (1958) émet l'hypothèse suivante: le non développement des ovaires des ouvrières est dû à une déficience dans les «substances profertiles» que produisent normalement certaines glandes des ouvrières. Ces substances sont considérées comme nécessaires à l'entier développement des ovaires. Quand la reine

est présente, elle s'en approprie une bonne partie, laissant une faible part aux ouvrières, empêchant ainsi le développement de leurs ovaires. Si nous voulons aller dans le même sens que BIER (op. cit), nous pensons que les ouvrières, occupées à soigner le couvain, sont tenues suffisamment loin de la reine. Cet éloignement leur a permis de garder les substances profertiles nécessaires au développement de leurs ovaires.

Nous pouvons donc conclure que les ouvrières pondent après l'éloignement de la reine. Par ce caractère, *A. frauenfeldi* se classe à côté des Fourmis citées par BIER (1952, 1953) et qui sont les suivantes: 5 espèces de *Formica,* 2 espèces de *Lasius,* une espèce de *Camponotus, Polyergus rufescens,* 4 espèces de *Leptothorax,* 2 espèces de *Myrmica* et une espèce d'*Aphaenogaster.*

D'autres ouvrières orphelines peuvent pondre aussi, telles que *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1969 a), *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN, 1966), *Messor capitatus* (DELAGE, 1967).

Cependant chez *A. frauenfeldi,* cette ponte se réalise à l'intérieur même de la colonie, lorsque l'espace de la fourmilière est suffisamment large pour permettre un isolement des ouvrières. Les ouvrières de cette même colonie, en rapport direct avec la reine, ne pondent pas.

4) *Influence de la température sur le déclenchement de la ponte :*

La température est un facteur microclimatique des plus importants, dont l'influence se fait sentir sur l'activité et la physiologie des ouvrières.

Quelle est la température minimum au-dessous de laquelle les ouvrières orphelines sont empêchées de pondre bien que toutes les autres conditions naturelles de ponte leur soient assurées?

D'une grande colonie avec reine, vivant au laboratoire, l'on a prélevé au début d'avril 1973, dix lots de 200 ouvrières chacun. Cinq lots sont placés à 15°C et les cinq autres à 20°C.

Nous avons choisi la valeur de 15°C parce que la température moyenne dans le sol, à 30 cm de profondeur, ne s'abaisse pratiquement pas au-dessous de 15°C au cours de cette période

de l'année, dans la Station Météorologique de Khaldé à proximité de la Faculté des Sciences.

La température de 20°C a été adoptée, après plusieurs tâtonnements.

Comme pour les expériences précédentes, nos fourmis sont placées dans une chambre à environnement, à température et humidité réglables, et jouant le rôle d'une enceinte thermostatique. La chaleur ou le froid sont assurés par convection d'air.

Résultats :

Aucune ponte n'a été observée dans les lots exposés à 15°C, l'expérience ayant duré trois mois, quatre lots sur cinq ont pondu à la température de 20°C après 19 à 26 jours d'orphelinage.

Les nids d'ouvrières orphelines, vivant à la température du laboratoire, qui est assez proche de celle de la nature, pondent, pour la majorité, à la fin d'avril et durant le mois de mai. Rappelons que les températures moyennes d'avril et de mai sont respectivement de 20°C et de 24°C. Dans la nature la ponte des ouvrières a lieu à la même date, la température du sol est alors de 19 et 21°C. Donc les ouvrières ne pondent que si la température atteint au moins 19 à 20°C.

Bien qu'une température expérimentale constante éloigne nos fourmis des conditions naturelles, nous recherchons d'après ces expériences à connaître la valeur relative de l'influence de la température sur le déclenchement de la ponte.

TOROSSIAN (1946) a soumis les élevages de *Dolichoderus quadripunctatus* à différentes températures constantes et alternées. Il a établi, pour chacune d'elles les différents paramètres qui caractérisent la ponte des ouvrières (temps de réponse, quotient reproducteur... etc). Il a trouvé que pour l'espèce qu'il étudie, les ouvrières pondent lorsque la température de 18°-20°C est atteinte.

5) *Conditions de ponte — Conclusion.*

Pour que des ouvrières puissent pondre, il est nécessaire que les conditions suivantes soient assurées:

— Le nombre minimum du groupe doit être de 9 à 10 ouvrières. Au-dessous de ce nombre les ouvrières restent isolées et finissent par mourir.

— La température doit atteindre une valeur minimum de 19°C. Cette température est la moyenne rencontrée dans le sol à la fin d'avril sur la côte libanaise.

— La reine inhibe la ponte des ouvrières quand ces dernières sont proches d'elle. Cette inhibition s'annule quand des ouvrières s'éloignent suffisamment de la reine tout en profitant du même champ trophique et tout en ayant un contact direct avec le couvain de la reine.

3. Physionomie de la ponte

1) *Temps de réponse*.

Entre la suppression de la reine et la ponte des ouvrières, s'écoule une période que l'on appelle, temps de réponse. Ce temps est à son minimum au mois d'avril et de mai, c'est-à-dire après une longue période de repos.

Nos expériences d'orphelinage ont été réalisées, en prélevant des lots de 400 ouvrières à des colonies prospères ayant chacune une reine et 1000 à 1500 ouvrières. L'orphelinage étant réalisé le 1er mai 1974, la première ponte a eu lieu le 19 mai dans 3 élevages et respectivement le 27, le 30 mai et le 3 juin dans les autres élevages.

Le temps de réponse est plus long lorsque l'orphelinage est pratiqué en juin-juillet. Son minimum est alors de 28 jours. En août et septembre l'orphelinage ne permet pas aux ouvrières, sauf rares exceptions, de pondre.

En ce qui concerne les sociétés orphelines, capturées dans la nature en novembre et en décembre, et installées au laboratoire, la ponte a eu lieu dans 45 élevages aux mois de mars, avril, mai, juin, selon le pourcentage indiqué dans le tableau suivant:

mois	*nombre d'élevages où la ponte commence*	*taux*
mars	3	6,6
avril	11	24,5
mai	21	46,5
juin	10	22,3

Les sociétés privées de leur reine pendant les mois d'hibernation poursuivent leur repos annuel et ne commencent à pondre qu'à partir de mars. Dans ce dernier cas le temps de réponse est faussé par l'hibernation naturelle. Au mois de mai, le temps de réponse est le plus faible, il est de 18 jours.

A titre indicatif le temps de réponse minimum chez *Plagiolepis pygmaea* est de 18 à 20 jours au mois de février, mars, avril (PASSERA, 1969 a) et chez *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN, 1966) il est de 4 à 5 jours pour une thermo-période quotidienne de 28°C et 20°C. Chez *Messor captitatus* (DELAGE, 1968) les ouvrières commencent à pondre dans des délais variant de 8 à 13 jours après la séparation de leur reine.

Le temps de réponse minimum chez *A. frauenfeldi* étant de 18 jours, est assez élevé. D'ailleurs c'est une preuve complémentaire de l'inhibition royale de la ponte. En effet, si les ouvrières pondaient au contact de la reine, elles auraient continué à le faire tout de suite après l'éloignement de celle-ci.

2) *Influence de la présence du couvain de reine sur le déclenchement de la ponte.*

En mai 1974, nous avons été amené à soustraire la reine, pour des besoins expérimentaux, à 7 de nos élevages, chacun de ces élevages a été scindé en 2 groupes: le premier est composé du couvain de reine et de la moitié des ouvrières; le deuxième formé exclusivement de l'autre moitié des ouvrières.

La ponte a été observée dans la majorité de ces groupes. Le temps de réponse est nettement plus long dans les groupes ayant du couvain. Un décalage de 7 à 15 jours est noté entre les temps de réponse des groupes sans couvain et des groupes avec couvain.

Dans les élevages avec couvain, les quelques œufs de reine se transforment en larves qui évoluent avec les autres normalement jusqu'aux derniers stades larvaires: c'est à ce moment que généralement la ponte des ouvrières commence.

De cette observation nous pouvons donc tirer les constatations suivantes:

— La présence du couvain de reine n'inhibe pas la ponte des ouvrières.

— Le couvain royal retarde le temps de réponse des ouvrières orphelines. Nous pensons que ce retard est dû à ce que les ouvrières se fatiguent à soigner le couvain.

L'influence des larves sur la ponte des ouvrières a été relatée par BIER (1954) chez des *Camponotinae* dont les ouvrières fertiles deviennent stériles en leur ajoutant des larves, contrairement aux ouvrières de *Myrmicinae* qui pondent malgré la présence de larves.

Chez *Leptothorax nylanderi* (PLATEAUX 1970): l'absence totale de vieux couvain est préjudiciable à la reproduction des ouvrières. Il en est de même chez *Messor ebeninus* (TOHMÉ 1972 a).

3) *Rythme de ponte et fertilité des ouvrières.*

Quand la ponte des ouvrières débute, elle est abondante et continue. Les œufs sont émis durant 4 à 8 semaines, après quoi, la ponte s'arrête jusqu'à la saison suivante. Rares sont les nids où l'on voit apparaître une deuxième vague de ponte faible. Ainsi, dans 2 des 45 élevages cités plus haut, nous avons remarqué une deuxième ponte, au cours du mois d'août avec 6 à 8 œufs par semaine. Cette deuxième ponte a duré 7 à 15 jours.

Nous convenons d'appeler coefficient de fertilité des ouvrières, le nombre des œufs pondus par rapport au nombre des ouvrières présentes dans un nid.

$$\text{Coefficient de fertilité} = \frac{\text{Nombre d'œufs}}{\text{Nombre d'ouvrières}}$$

Pour étudier le rythme de ponte et le coefficient de fertilité, nous avons scindé une colonie importante en huit lots ayant

chacun 400 ouvrières; l'expérience démarre au début de mai dans des conditions expérimentales identiques. A la fin de chaque semaine, les œufs sont prélevés et comptés.

Les expériences sont réalisées à la température du laboratoire (entre 18 et 28°C).

L'analyse du tableau et de l'histogramme montre que:

— Le rythme de ponte est continu. La ponte dure de 4 à 8 semaines.

— Le coefficient de fertilité est très élevé au début de la ponte puis baisse progressivement jusqu'à l'arrêt complet de la ponte.

Le coefficient de fertilité moyen est de 1,55 avec un maximum de 4,53 et un minimum de 0,31. Les coefficients de fertilité sont bien différents d'un nid à l'autre. Il serait alors difficile de donner à ce paramètre une valeur relative.

Chez *Dolichoderus quadripunctatus,* TOROSSIAN (1966) a trouvé, dans les élevages réalisés en températures alternées 18°-28°C, un coefficient reproducteur ou coefficient de fertilité moyen égal à 1,01. Ce coefficient varie avec les différentes températures que l'auteur utilise.

Ceci nous amène à poser la question suivante: est-ce que toutes les ouvrières pondent?

4) *Fécondité individuelle et influence de l'âge des ouvrières.*

Il nous est difficile de savoir si toutes les ouvrières contribuent également à la ponte. Les dissections réalisées au hasard dans un même lot d'ouvrières pondeuses, ont permis d'établir la présence d'à peu près 60% d'ouvrières ayant des ovaires plus developpés que les autres. Chez *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN 1964) 60 à 80% des ouvrières sont susceptibles de pondre. Chez *Plagiolepis pygamaea* (PASSERA 1969a), le taux d'ouvrières à ovaires développés s'échelonne entre 25 et 81%. Cette variation est en relation avec l'âge des ouvrières.

Quelle relation y a-t-il donc entre l'âge des ouvrières et leur fécondité?

En isolant des jeunes ouvrières écloses au mois de mai et reconnaissables à leur pigmentation plus claire, on a constaté

qu'elles n'ont pas pondu au cours de la première saison chaude de leur vie. Les travaux de PLATEAUX (1970) sur les ouvrières de *Leptothorax nylanderi* ont montré que la fécondité «augmente un peu de la première à la seconde saison chaude» pour décliner progressivement ensuite.

Une question peut alors être posée: Est-ce que le taux de ponte des ouvrières d'*A. frauenfeldi*, change d'une année à l'autre? L'âge n'influence-t-il pas quantitativement cette ponte? Pour répondre à cette question, nous avons relevé dans 18 nids d'ouvrières orphelines, les données suivantes:

— L'effectif d'ouvrières présentes la première et la deuxième année dans un même nid;
— Le chiffre le plus élevé d'œufs rencontrés à un moment donné dans un nid et noté au cours de chacune des deux années de ponte.

Après quoi nous avons établi les rapports suivants:

$$1^{re}\ année: \frac{\text{Total maximum d'œufs}}{\text{Total d'ouvrières}} = \frac{1580}{2944} = 0{,}53$$

$$2^{e}\ année: \frac{\text{Total maximum d'œufs}}{\text{Total d'ouvrières}} = \frac{351}{723} = 0{,}48$$

La comparaison de ces deux résultats permet de dire que les ouvrières pondent plus lorsqu'elles sont jeunes.

En plus de l'oophagie pratiquée par les ouvrières, d'autres facteurs entrent ici en jeu dont celui de la réduction du nombre d'ouvrières, auquel correspond une diminution du nombre d'œufs. Mais dans un même nid et d'une année à l'autre, nos résultats conservent toujours une valeur relative, que nous pouvons toujours utiliser comme un indice de fertilité valable.

Nous avons vu plus haut, qu'en été les ouvrières pondent peu ou ne pondent plus et nous en avons imputé la cause à une fatigue physiologique.

Les ouvrières qui pondent la 2e année ne seraient-elles pas alors plus fatiguées qu'à leur première année et de ce fait pondraient moins?

Nous avons pour confirmer notre hypothèse les travaux sur *Formica polyctena* (OTTO, 1960) chez qui les jeunes ouvrières sont les seules pondeuses.

4. CHRONOLOGIE DU DÉVELOPPEMENT

Après avoir suivi la ponte et le développement du couvain de 25 élevages d'ouvrières orphelines ayant un effectif varié, et dont la ponte a été observée à des périodes différentes de la saison, nous avons pu dégager les résultats exposés ci-après.

1) *Développement embryonnaire*.

L'apparition de la première larve dans les différents élevages a eu lieu à partir du 20 mai, que la ponte ait lieu à la fin de mars, en avril ou au début de mai. Ce qui fait que la durée du développement embryonnaire couvre une période allant de 14 à 45 jours. Elle est de 15 jours chez *Plagiolepis pygmaea* à 26°C,5 (PASSERA 1969 a).

2) *Développement larvaire*.

Cinq stades larvaires reconnaissables à leurs tailles différentes marquent le développement larvaire.

Le 1er stade dure en moyenne 4 jours, (14 à 18 jours chez *P. pygmaea*), le 2^{e} 3 à 5 jours; le 3^{e} 5 à 6 jours et les 4^{e} et 5^{e} stades de 7 à 8 jours. La totalité du développement larvaire est de 20 à 23 jours.

3) *La nymphose*.

La durée de la nymphose est variable. Elle va de 12 à 28 jours avec une fréquence plus élevée pour 18 à 20 jours. Les cocons mâles se distinguent des cocons d'ouvrières par leur taille plus grande.

En définitive nous pouvons dire que dans les meilleures conditions (24 à 26°C) la chronologie du développement des mâles d'*A. frauenfeldi* est la suivante:

— Développement embryonnaire: 14 jours.
— Développement larvaire total: 20 jours.

— Développement nymphal: 18 jours.
— Durée totale: 52 jours.

Ce cycle de développement est comparativement plus long que celui de *Dolichoderus quadripunctatus* (TOROSSIAN 1966) qui est de 33 jours avec pour les différentes étapes les durées respectives suivantes:

œufs = 4 jours; larves = 19 jours; nymphes = 10 jours.

Il est également court (sans autres précisions) chez *Leptothorax nylanderi* (PLATEAUX, 1970).

5. DEVENIR DU COUVAIN

1) *La ponte des ouvrières évolue uniquement et toujours en mâles.* C'est donc une parthénogenèse arrhénotoque des ouvrières. Dans aucun de nos multiples élevages d'ouvrières orphelines, nous avons observé la naissance de nouvelles ouvrières, que ce soit au début de la ponte annuelle ou en pleine saison chaude, comme GOSSWALD et BIER (1954) ont obtenu chez *Formica rufa.* Ces auteurs ont trouvé chez cette fourmi une parthénogenèse deutérotoque, au début de la saison, et une autre arrhénotoque, en été.

Faiblement pigmentés au début et les ailes chiffonées, il faut aux imagos 3 à 5 jours, pour avoir la physionomie d'un mâle adulte. Ils sollicitent la nourriture des ouvrières et vivent dans le nid jusqu'à la fin de septembre, si l'occasion d'un vol nuptial ne leur est pas offerte.

2) *L'oophagie.* Dès que le premier mâle fait son apparition, il est rapidement suivi par les autres. En comparant le nombre de mâles à celui des œufs, on voit une grande différence entre les deux. La grande majorité des œufs a disparu car ils ont été dévorés par les ouvrières et les larves. D'ailleurs l'oophagie a été directement observée à maintes reprises. Cependant l'oophagie n'est pas la seule source d'alimentation que procure les ouvrières à leurs larves.

Les ouvrières qui retirent avec leurs pattes antérieures et leurs mandibules l'œuf qui se présente à l'extrémité de l'abdomen, vont souvent le déposer directement sur la bouche d'une

larve, ou bien le déposent sur l'amas d'œufs présents, comme BRIAN (1953) l'a constaté chez les *Myrmica* qu'il a étudiées.

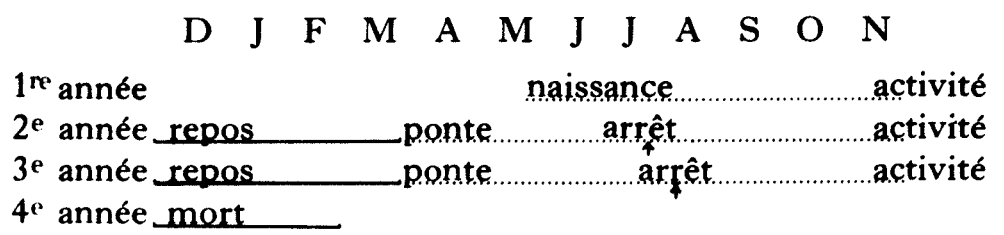
6. DURÉE DE VIE. CYCLE VITAL

Des ouvrières capturées dans la nature au mois de décembre 1972, ont pondu à partir du 13 avril 1973. la dernière ponte est observée le 16-7-73. Les ouvrières s'arrêtent de circuler dans les élevages en novembre-décembre. En 1974, la ponte reprend dans ce même nid le 19-5, mais elle s'est arrêtée cette fois-ci le 30-7. La plupart des ouvrières sont mortes par la suite et en octobre 1974, il n'en restait plus que 7. Ces dernières ouvrières sont mortes à leur tour en hiver.

De cet exemple, que nous avons choisi parmi une dizaine d'autres, nous pouvons évaluer la longévité d'une société orpheline, dans des conditions thermiques proches de ce que l'on observe dans la nature et dans des conditions alimentaires idéales. Les ouvrières de l'exemple cité, ont dû apparaître pendant le courant de l'été 1972 au moins. Elles ont survécu au laboratoire deux ans, ce qui fait estimer la longévité des ouvrières de l'espèce *A. frauenfeldi* à 3 ans, à peu près.

Cette durée de vie des ouvrières est relativement importante par rapport aux données que nous connaissons chez les autres fourmis. Mises à part les espèces *Aphaenogaster rudis* (FIELDE, 1904) et *Messor syriaca* (observation personnelle) dont la longévité des ouvrières est supérieure à 3 ans, les autres vivent moins. Ainsi cette longévité est égale à deux ans chez *Myrmica laevinodis* (BRIAN, 1951) et à quelques semaines chez *Monomorium pharaonis* (PEACOCK et BAXTER, 1950). Chez *Dolichoderus quadripunctatus,* TOROSSIAN (1966) trouve une différence dans la durée de vie des ouvrières en fonction des différentes températures auxquelles il soumet ses élevages: plus la température est élevée et constante, plus la durée de vie des colonies pondeuses est courte (en moyenne entre 56 et 175 jours).

D'après le dernier exemple cité sur la longévité des ouvrières, nous pouvons résumer le cycle vital d'une colonie d'ouvrières par le schéma suivant:



La première année de leur vie, les ouvrières ne pondent pas avant d'hiberner *(vide supra)*.

Les ouvrières sortant de l'hibernation commencent par circuler dans l'élevage, se nourrir et pondre. La ponte des ouvrières orphelines a lieu un mois au moins plus tard après celle de la reine dans les sociétés complètes. Le couvain issu de cette ponte est soigné par les ouvrières jusqu'à la disparition du dernier cocon mâle en septembre généralement. En octobre-novembre, les individus se ramassent et prennent la position caractéristique de l'hibernation.

7. Influence de la température sur le cycle vital

Les variations du cycle vital des sociétés d'ouvrières orphelines, en fonction de la température, ont été démontrées par les expériences suivantes:

1re Expérience:

Nous avons montré plus haut, que dans les élevages témoins, les ouvrières orphelines sont susceptibles de pondre pendant deux années consécutives en laboratoire, à raison d'une seule vague de ponte annuelle, en général, ayant une durée maximale de trois mois (mai-juin-juillet).

Qu'arriverait-il, si à l'arrêt de la ponte, nous plaçions les pondeuses à une basse température, puis nous les remettons à la température ordinaire?

Une société orpheline, prélevée dans la nature le 3-2-1973, a pondu au laboratoire le 18-5-73. La ponte s'est poursuivie jusqu'au 20-7-73; le 23-7, ce nid fut placé à 10°C durant une semaine. Cette température arrête l'activité des ouvrières sans pour autant les tuer. Après quoi l'élevage est remis à la

température du laboratoire, évaluée alors à 27°C. Six jours après, une forte poussée de ponte est observée durant quelques jours. Ce nid n'a pas survécu à cette saison.

Cette expérience, répétée avec d'autres élevages, a donnée des résultats semblables.

Ainsi le séjour au froid a pu provoquer, au cours d'une même année, deux vagues de ponte dans le même élevage.

Cependant les ouvrières sont épuisées et ne tardent pas à mourir. Les dissections des ouvrières alors montrent des ovarioles vides.

2e Expérience :

Une société d'ouvrières orphelines, capturée le 19-11-72 a pondu au laboratoire le 26-5-73. L'arrêt de ponte fut observée le 2-8-73, et l'entrée en hibernation a eu lieu, comme d'habitude, en novembre de la même année.

40 jours après, le 28-12-73, ce nid est placé à 26°C. On observe une ponte à partir du 7-1-74 qui se prolonge jusqu'au 29-3-74. Les premiers mâles naissent le 26-2-74. Le 16 avril, cet élevage est remis au laboratoire, alors que la température moyenne de cet endroit était de 19°C. Le couvain a continué à évoluer, mais aucune ponte n'a plus été observée. Les dernières ouvrières ont survécu jusqu'à la mi-août.

De cette expérience on peut tirer les deux constatations suivantes:

— On peut créer des saisons artificielles où la ponte s'observe. Il n'y a plus alors de ponte à la période normale. La saison «extra» provoquée en janvier, est une translation dans le temps: c'est comme si l'on avait avancé la reprise de la ponte et la saison.

— Cette saison «extra» de ponte ne peut pas se prolonger malgré la température ambiante adéquate et ceci parce que ces fourmis entrent en diapause.

— La mort échelonnée des ouvrières, après cette expérience, semble être une conséquence normale de la fatigue physiologique de celles-ci.

3e Expérience :

Nous avons observé durant 3 années consécutives, des sociétés d'ouvrières auxquelles la reine a été soustraite à partir du 28 juin et en juillet. L'effectif de ces ouvrières varie de 50 à 1000 ouvrières. Sur 15 élevages 2 ont émis quelques œufs pendant une semaine. Les autres n'ont pondu que l'année suivante.

Donc, si l'orphelinage a lieu à partir de juillet, le groupe d'ouvrières ne pond presque plus durant le reste de la même année.

4e Expérience :

En octobre, avant les premiers froids de l'automne, la température moyenne étant alors de 22°C, les ouvrières circulent encore dans les nids. Nous plaçons alors 5 lots d'ouvrières orphelines dans une étuve ayant une température constante de 26°C. Les ouvrières continuent à se mouvoir pendant un certain temps, puis s'agglomèrent, mais ne pondent pas. Dans un lot de 200 ouvrières, nous avons trouvé une fois 6 œufs qui ont disparu par la suite. Une bonne proportion d'ouvrières mortes a été dénombrée à la fin de l'expérience qui a duré trois mois.

Discussion — Conclusion :

De l'ensemble des expériences précédentes, ont peut tirer les conclusions suivantes:

a) Les ouvrières comme la reine passent par une période de repos obligatoire qui correspond dans la nature au froid de l'hiver. Expérimentalement un froid, même de courte durée (5 à 7 jours), provoque un repos ovarien suffisant pour que la ponte reprenne dès que la température redevient élevée (24 à 27°C). PASSERA (1969 a), a montré que la maturation des ovaires des ouvrières de *Plagiolepis pygmaea* «est accélérée au maximum» quand la fourmi vient de subir une période de froid intense. Cet auteur a établi une relation entre la longueur de la période de froid et la fonction reproductrice des ouvrières.

Nous pensons que l'arrêt de ponte est dû à une fatigue physiologique des ouvrières. Cette fatigue est éliminée par le séjour au froid, même si ce séjour est de courte durée.

b) Les ouvrières chez qui l'on provoque, par le froid expérimental, une nouvelle vague de ponte au cours de la même année, ne tardent pas à mourir. On a maintenu, chez ces ouvrières deux saisons de ponte consécutives, séparées par une courte hibernation artificielle. SOULIÉ (1955 et 1962) a montré chez les *Crematogaster,* qu'il a étudiées, que le maintien forcé de l'activité, par suppression du repos hivernal, a des conséquences létales pour les fourmilières. Une phase de repos suffisant, semble une nécessité absolue pour la vie normale de la société.

c) On peut réveiller les ouvrières avant la fin de l'hiver. La séquence de ponte et le développement du couvain se déroulent alors semblablement à un cycle normal.

d) Les mâles peuvent apparaître, même en hiver lorsque les conditions expérimentales sont adéquates. TOROSSIAN (1966) a obtenu des résultats similaires chez *Dolichoderus quadripunctatus.*

e) Un orphelinage tardif au cours de la saison active, ne conduit pas généralement à une ponte. Nous pensons que les ouvrières sont déjà fatiguées par les soins qu'elles prodiguent à la reine et à son couvain.

f) Une prolongation de la saison chaude sans le passage des ouvrières par une phase de repos n'est pas favorable à la ponte. Malgré le maintien de la température élevée, les ouvrières prennent une position de repos.

8. LA DIAPAUSE: CONCLUSION

Nous venons d'établir dans les paragraphes précédents:

a) La présence d'un cycle biologique annuel dans les colonies d'ouvrières sans reine. Ce cycle comprend une période de repos complet hivernal, suivi par une période de reprise d'activité trophique qui se prolonge par une phase de ponte; puis une longue période où les ouvrières se déplacent pour effectuer diverses activités sans émettre des œufs. Après quoi une nouvelle période d'hibernation recommence.

b) L'influence de la température sur les perturbations de ce cycle. Ce facteur écologique agit de la manière suivante:

— Il provoque une rupture précoce de l'hibernation, par la chaleur.
— Il induit une phase de repos par le froid suivie par une deuxième vague de ponte.
— La température élevée ne peut pas maintenir la prolongation de la période d'activité, l'alternance du repos et de l'activité est obligatoire.

Le repos est un phénomène physiologique obligatoire sans lequel la colonie subit des conséquences létales.

Des conclusions que nous venons d'énumérer il apparaît: que la température ne peut pas empêcher l'alternance des phases de repos et d'activité.

La température peut décaler l'une ou l'autre en provoquant même l'apparition des mâles en hiver. Mais ce décalage n'est qu'artificiel. Il n'y a pas une dépendance absolue vis-à-vis des facteurs écologiques.

Les colonies sans reines comme les colonies complètes subissent une diapause obligatoire sans couvain hibernant et sans aucune manifestation apparente d'activité.

Signalons aussi, que l'activité pondeuse de la reine et des ouvrières orphelines, s'observe à des périodes différentes du cycle annuel normal: la reine pond à partir de fin février, les ouvrières à partir d'avril. La ponte de la reine se prolonge parfois jusqu'au début d'octobre, celle des ouvrières s'arrête généralement en juillet.

9. Déterminisme de l'inhibition

On a établi précédemment que:

— Les ouvrières ne pondent jamais en la présence directe d'une reine physiologiquement bien portante. Les ouvrières orphelines pondent et donnent des mâles.
— Dans une société mal nourrie, les ouvrières et la reine émettent des œufs atrophiés de très petite taille. L'inhibition par une reine déficiente n'est donc plus stricte.
— Dans un nid de type Janet à loges multiples, les ouvrières s'isolent et pondent.

A — *Observations en laboratoire et expériences :*

1. *Influence d'une vieille reine.*

Une colonie formée d'une reine et de 1000 ouvrières à peu près, est capturée à Amik (500 m d'altitude — Mont Liban) et mise en laboratoire le 13-2-73. Des œufs, peu nombreux, apparaissent à partir du début mars. Quelques larves commencent à éclore en avril mais ne dépassent pas le stade larvaire. Les œufs ne sont plus émis et les larves flétrissent et disparaissent pour des causes qui nous sont inconnues. En même temps, la reine présente des signes de fatigue: elle se déplace très peu et aucun œuf n'est plus observé depuis le 12 mai, jusqu'à sa mort le 13 juillet. Le 15-7, une ponte d'ouvrières est observée. Le 16-7, 51 œufs sont dénombrés. Le temps de réponse des ouvrières orphelines n'a été que de deux jours. Normalement, et dans les meilleurs cas, le temps de réponse n'est que de 18 jours. Nous supposons donc que le pouvoir d'inhibition de la reine a été levé bien avant sa mort.

Remarquons de plus que le cadavre de la reine a été consommé par les ouvrières. La présence de ce cadavre ne semble pas avoir d'influence sur l'inhibition de la ponte. La reine était, sans aucun doute, fécondée, car:

— Les œufs observés en mars sont des œufs caractéristiques de reine;

— Il n'y a jamais de femelles vierges qui passent l'hiver dans les sociétés d'*A. frauenfeldi.*

Nous croyons que la reine était déjà vieille. Nous n'avons pas pu la disséquer, car dès sa mort, les ouvrières l'ont dépecée.

Comme la ponte des ouvrières a eu lieu le 15 juillet, nous pensons que l'inhibition royale était efficace au début de la saison; par la suite elle s'est relachée avec la faiblesse de la reine. Les causes de cette faiblesse ne nous intéressent pas ici.

Donc une reine non pondeuse, malade ou vieille, n'inhibe plus la ponte des ouvrières.

Nous confirmons les résultats de TOROSSIAN (1966) sur *Dolichoderus quadripunctatus*. Cet auteur est amené à considérer que le mécanisme inhibiteur de la ponte des ouvrières, est

«obligatoirement lié à la présence d'une reine vivante et en bonne santé». La reine malade, qui s'isole dans un recoin du nid, n'a pratiquement aucun contact avec les ouvrières et ne les influence plus.

2) *Influence des cadavres de reines sur l'inhibition.*

A 3 sociétés de 100 ouvrières, nous avons offert à chacune d'elles, 2 jours après l'orphelinage, le cadavre d'une reine. Chaque 3 jours, un nouveau cadavre est présenté. Les reines sont tuées mécaniquement afin de faciliter aux ouvrières l'accès au contenu interne du corps de la reine. Elles sont offertes tout de suite aux ouvrières. Ces expériences sont réalisées avec de petites boîtes de type Janet. Ainsi toute la société peut avoir accès à ces cadavres. Nous avons choisi le mois de mai pour exécuter cette expérience, car c'est en cette période que nous avons la meilleure ponte chez les ouvrières orphelines.

La ponte des ouvrières s'est passée normalement sans aucun décalage dans le temps de réponse.

Donc, ni la présence de cadavres de reines, ni le contenu de ces cadavres que les fourmis consomment régulièrement, n'inhibent la ponte des ouvrières.

La présence éventuelle d'une phéromone dans le cadavre d'une reine, aurait sans doute agi par voie orale sur l'ovogenèse des ouvrières, si cette substance était seule en cause.

3) *Reine mutilée à la suite d'une expérience d'adoption.*

Nous avons pris une société de 200 ouvrières ayant perdu leur reine le 4-3-73 et nous lui avons ajouté deux jours après, une autre reine bien portante, retirée d'un nid prospère, dans le but d'une adoption. Dès les premières heures, une agressivité des ouvrières se déclare envers l'intruse. Cette agressivité se manifeste par des coups de mandibules et des tiraillements. Deux jours après, la reine est toujours vivante, mais elle a perdu ses antennes et une patte antérieure. L'agressivité a alors diminué. Les ouvrières pondent deux semaines après la mise de la reine et en sa présence. Les mensurations des œufs et leur aspect ont bien

montré que c'était uniquement des œufs d'ouvrières; d'ailleurs le couvain a évolué en mâles. La reine est morte trois jours avant l'apparition du premier mâle.

Nous pensons que cette reine n'a pas inhibé la ponte des ouvrières malgré sa présence, car elle était moribonde par suite des attaques des ouvrières qui l'avaient refusée.

Les expériences sur l'adoption chez *A. frauenfeldi* (TOHMÉ et TOHMÉ 1975 a et b) ont montré que lorsque l'adoption d'une reine réussit, celle-ci pond et empêche les ouvrières d'en faire autant.

4) *Rôle des antennes*.

a) Pour vérifier le rôle joué par les antennes de la reine dans l'inhibition de la ponte des ouvrières, nous avons réalisé l'expérience suivante:

De trois sociétés complètes et prospères nous avons prélevé les reines, et après leur avoir coupé les antennes, celles-ci sont rendues dans leurs sociétés respectives.

Nous avons remarqué par la suite, que dans les trois sociétés ainsi traitées, la ponte de la reine et l'évolution du couvain et de la société entière n'ont pas changé.

Donc ce n'est pas la mutilation des antennes de reine qui est mise en cause dans l'inhibition de la ponte des ouvrières, mais plutôt l'état physiologique de celle-ci.

b) Cette expérience fut complétée par l'amputation des antennes de 30 ouvrières accompagnant une reine. Aucune ouvrières n'a longtemps survécu à cette opération. Cette technique utilisée par FIELDE (1904) perturbe le comportement des ouvrières qui sont fortement traumatisées.

Nous n'avons pas réussi également à enduire les antennes par une substance isolante car les ouvrières sont fragiles et de petite taille.

Donc la reine antennectomisée ne semble pas souffrir de l'opération et continue à inhiber les ouvrières. Nous n'avons pas pu isoler sensoriellement les ouvrières par la section de leurs antennes.

5) *Influence de la reine sur les ouvrières pondeuses*.

La question est maintenant de savoir si les ouvrières orphelines pondeuses sont encore capables d'être inhibées par leur reine, dont elles sont séparées depuis un certain temps. Autrement dit: qu'arriverait-il à une colonie d'ouvrières orphelines et pondeuses si on lui remet sa reine et les ouvrières qui la soignent.

Une société entière est capturée dans la nature le 6-2-74. Le 15-2, la société est scindée en deux groupes: le premier, formé de la reine et de 260 ouvrières à peu près, contient quelques œufs de reine; le deuxième contient 100 ouvrières.

Le 15-3 plusieurs paquets d'œufs sont signalés dans le deuxième groupe.

Le 23-4: des œufs, des larves sont observés dans les deux groupes.

Le 29-4: Les deux groupes sont remis dans un même élevage où ils forment deux agglomérations séparées, qui ne tardent pas, après quelques heures, à fusionner.

Le 2-5: Le couvain d'ouvrières a disparu, probablement détruit et consommé par les ouvrières.

Le 3-5: On observe de nouveau quelques œufs reconnaissables pour être des œufs d'ouvrières, en plus des œufs et du couvain de reine.

Le 8-5: La fusion des deux groupes est complète. On n'observe plus d'œufs d'ouvrières.

Cet exemple a été choisi parmi cinq autres expériences similaires. Il montre les faits suivants:

— Le couvain d'ouvrières est détruit en présence de la reine.

— La reine inhibe de nouveau la ponte des ouvrières. Cette inhibition ne se manifeste pas brutalement. Les ouvrières, dont les ovocytes étaient probablement en période de mûrissement, ou dont le processus de ponte avait déjà commencé, ont continué à pondre momentanément, en présence de la reine, mais leurs œufs sont détruits.

A. frauenfeldi est proche de ce point de vue de *Myrmica ruginodis* étudiée par MAMSCH (1967). Cet auteur réintroduit une

reine dans les élevages d'ouvrières orphelines, après le début de la ponte des ouvrières. Ne pouvant discerner entre les œufs de reine et les œufs d'ouvrières, l'auteur retire de nouveau la reine et constate, après un certain temps de réponse, que les ouvrières se remettent à pondre. De l'importance de ce temps de réponse il déduit que les ouvrières étaient de nouveau inhibées.

PASSERA (1969 a) a trouvé aussi des résultats semblables chez *Plagiolepis pygmaea.*

Donc la reine inhibe la ponte des ouvrières orphelines même lorsque celles-ci ont déjà pondu.

6) *L'inhibition royale n'est pas due à un mécanisme visuel.*

Une société formée de 200 ouvrières et d'une reine est scindée en fin mars 1975 en deux groupes d'égale importance à peu près. Celui qui contient la reine est placé dans une boîte transparente en matière plastique, ayant 1 cm d'épaisseur et 3 cm de diamètre. Avant de fermer hermétiquement cette boîte, nous y introduisons un coton humide, du sucre et quelques fragments de criquets. On s'assure de l'étanchéité de la boîte en l'imergeant dans l'eau qui ne suinte pas vers l'intérieur. Ainsi nous avons éliminé tout contact olfactif entre la reine et son groupe d'une part, et une boîte en plâtre ayant 10 × 5 × 3 cm et contenant l'autre groupe d'ouvrières orphelines d'autre part. La boîte en plâtre renferme aussi la boîte transparente qui repose sur 3 piliers de 0,5 cm de hauteur, permettant aux ouvrières orphelines de circuler librement en dessus et en dessous d'elle et ainsi de «percevoir» la reine facilement.

Les ouvrières orphelines de la grande boîte pondent le 20 avril bien qu'elles perçoivent la reine. Donc l'inhibition royale n'est pas due à un mécanisme visuel.

B — *Quelques références bibliographiques:*

Plusieurs auteurs ont étudié les différents aspects de l'inhibition royale de l'oogenèse des ouvrières. Ils ont envisagé l'existence de deux mécanismes inhibiteurs: un mécanisme phéromonal et un mécanisme sensoriel. Nous jugeons inutile de

donner une revue bibliographique complète de tous ces travaux et plus particulièrement de ceux qui se rapportent à l'inhibition chez les insectes sociaux en général. Nous voudrions seulement citer comme exemple les travaux de JACOBSON (1963 et 1965), de TOROSSIAN (1966) de PASSERA (1969 a) et de WILSON (1971) qui contiennent des références bibliographiques suffisantes se rapportant à ce sujet. Nous retiendrons des travaux effectués chez les Fourmis ceux des auteurs suivants:

— BUTLER (1965) sur les reines de *Formica fusca* et de *Myrmica rubra*. L'auteur démontre que les extraits royaux des premières, inhibent l'oogenèse des ouvrières.
— TOROSSIAN (1966) pense à l'existence de 2 mécanismes inhibiteurs chez *Dolichoderus quadripunctatus:* l'un est dû à la sécrétion d'une phéromone royale, l'autre à une action psychosomatique.
— DELAGE (1967) montre que les extraits royaux des reines de *Messor capitatus* ne sont pas inhibiteurs.
— PASSERA (1969 a) a échoué à montrer l'action des inhibiteurs chimiques chez *Plagiolepis pygmaea* mais parvient à prouver que «l'inhibition est liée à la présence d'une reine fécondée, vivante, en mouvements.»
— PLATEAUX (1971) obtient des extraits de reines de *Leptothorax nylanderi* qui agissent par voie sensorielle olfactive sur les ouvrières.
— TOHMÉ (1972 a) montre chez *Messor ebeninus* que l'inhibition royale est d'ordre psychosomatique.

C — *Interprétation de l'expérimentation*:

Dans la recherche du déterminisme de l'inhibition de la ponte des ouvrières, nous ne nous sommes pas adressée aux expériences devenues déjà classiques et qui consistent à présenter aux ouvrières orphelines des cadavres de reines et de l'acide céto-9-décène-2-trans oïque, ou des extraits royaux pour voir si de telles substances sont inhibitrices. Car en exposant régulièrement des cadavres de reines fraîchement tuées à des ouvrières orphelines, celles-ci les ont consommés et nous n'avons pas obtenu l'inhibition de la ponte.

De même nous avons éloigné de nos procédés expérimentaux, les nids à double grillage qui éliminent les contacts antennaires, tout en conservant les échanges olfactifs, puisque dans un grand nid nous avons obtenu une ponte des ouvrières (celles-ci se sont éloignées de la reine pour s'isoler dans un coin et pondre). Dans cette expérience (vide supra), les contacts sont toujours possibles entre ouvrières s'occupant de la reine et ouvrières isolées, car elles fréquentent le même champ trophique et la circulation entre les diverses parties du nid n'est entravée par aucun obstacle.

Nous considérons les expériences que nous avons réalisées et relatées plus haut, comme suffisantes pour nous mettre sur la voie d'éclaircir ce problème.

Tout d'abord rappelons que:

a) L'inhibition est totale lorsque les ouvrières et la reine pondeuse sont dans un même nid de faible dimension;

b) L'inhibition est levée lorsque:

— Les ouvrières vivant avec la reine dans un grand nid, s'éloignent suffisamment pour que tout contact direct soit éliminé;

— lorsque la reine est malade, mal nourrie ou physiologiquement faible.

— Quand les ouvrières vivent sans reine, elles pondent alors pendant les périodes adéquates du cycle.

A la lumière de ce que nous venons de dire et pour établir le déterminisme de cette inhibition, nous allons procéder par élimination:

a) Les cadavres de reines n'empêchent pas la ponte des ouvrières, qu'ils soient entiers ou écrasés. Ces cadavres attirent les ouvrières par leur présence physique et par le contenu de ces cadavres qui est lêché et consommé. Mais malgré cela, ni la présence physique, ni l'odeur des cadavres, ni les produits externes ou internes des cadavres, ingérés par les ouvrières, n'inhibent leur ponte.

b) Des reines vivantes mais faibles, n'inhibent plus la ponte.

Dans ce cas la reine, affaiblie par une diète expérimentale de la société où elle vit ou par une autre cause, continue à se

mouvoir sans pondre. Les ouvrières, ne formant plus de cour autour d'elle, émettent alors des œufs en sa présence. Bien que ces œufs soient abortifs et de petite taille (vide supra), il n'en reste pas moins que les ouvrières ne sont plus totalement inhibées.

Donc une reine en mouvement, mais faible physiologiquement, n'inhibe plus la ponte. Ainsi, ni l'odeur de la reine, ni sa présence physique, ni son mouvement, ne semblent intervenir dans le mécanisme de l'inhibition.

Signalons cependant que dans le cas de la diète expérimentale, les individus de la société n'effectuent presque plus d'échanges trophallactiques.

c) Une reine, refusée par une société orpheline, mutilée mais vivante, n'inhibe pas la ponte. Cette reine est en mouvement, son odeur et sa présence physique ne semblent pas intervenir dans le processus d'inhibition. Remarquons toutefois, qu'il n'y a ni formation d'une cour, ni échanges trophallactiques. C'est probablement, ce manque d'échanges qui provoque sa mort.

d) Dans un grand nid, des ouvrières s'isolent et pondent. L'odeur de la reine n'est pas perçue à distances. Ces ouvrières isolées, tout en faisant partie de la même colonie, ne subissent pas le contact direct de la reine; lequel contact semble être fondamental et indispensable à la reconnaissance des membres de la société, comme PASSERA (1963 b et 1969 a) l'a montré chez *Plagiolepis pygmaea*. Par la suite les échanges trophallactiques, entre ce groupe spécial d'ouvrières et leur reine, n'ont pas lieu.

Conclusion :

a) L'inhibition royale de la ponte des ouvrières, n'est pas due aux substances chimiques produites par la reine. L'odeur de ces substances, que la reine soit vivante ou tuée, l'ingestion des cadavres ou leur contact ne sont pas mis en cause. C'est dans les contacts directs et les échanges trophallactiques directs qu'il faut rechercher les causes de cette inhibition.

b) La reine possède son pouvoir inhibiteur lorsqu'elle remplit les conditions suivantes:

— elle est bien nourrie et bien entretenue, donc bien portante et possédant toutes ses facultés physiologiques qui lui permettent d'être fonctionnelle;
— elle peut pondre et attirer les ouvrières qui sont ses filles ou qui l'adoptent. Les mouvements d'une reine, non adoptée, ne suffisent pas à inhiber la ponte.

c) Les échanges trophallactiques et les stimulations tactiles sont difficiles à dissocier dans les espèces où la trophallaxie est de règle, comme c'est le cas de nos Fourmis: TOHMÉ (1972 a) a montré chez les *Messor ebeninus*, où il n'y a pas d'échanges trophallactiques, que le mécanisme de l'inhibition royale de la ponte est exclusivement due à une action psychosomatique. Si nous voulons mettre en cause chez nos Fourmis, la trophallaxie comme facteur de l'inhibition royale, nous sommes alors obligés de préciser dans quel sens s'effectuent les échanges:

Si c'est dans le sens reine-ouvrières, celles-ci pourraient transporter les produits reçus de la reine et les passer à leurs sœurs isolées, rencontrées dans le champ trophique.

Si les échanges s'effectuent dans le sens ouvrières-reine comme BIER (1958) et MAMSCH (1965, 1967) l'ont suggérés en parlant des «substances profertiles», il faudrait alors ajouter que si les «substances profertiles» existent, les ouvrières isolées peuvent les faire passer à leur mère par l'intermédiaire de leurs sœurs, rencontrées dans le champ trophique. Comme ce n'en est pas le cas, le contact direct resterait toujours la cause essentielle de l'inhibition.

d) Donc, de toutes les causes de l'inhibition, nous retenons que, seule l'action psychosomatique, semble être responsable de cette inhibition.

Conclusion générale du chapitre:

a) A. frauenfeldi forme des colonies où le polycalisme est de règle, surtout à la période où la société entre en hibernation. Les colonies sans reine peuvent avoir leur propre couvain, ou adopter une nouvelle femelle essaimante.

b) Le nombre minimum d'ouvrières susceptibles de pondre est de 9 à 10 individus. Les œufs émis par les ouvrières

orphelines présentent des caractères morphologiques et statistiques qui permettent de les distinguer des œufs de reine. Celle-ci inhibe par son contact direct la ponte des ouvrières. L'inhibition est levée dès que les ouvrières s'éloignent d'un peu plus de 40 cm de leur reine. Donc la ponte des ouvrières ne peut s'effectuer qu'après éloignement de la reine et lorsque la température du nid atteint 19 à 20°C.

c) Entre le moment où une société est privée de sa reine et la ponte des ouvrières s'écoule une période de 18 jours au moins, appelée temps de réponse. Ce temps varie en fonction des différents mois de l'année et s'allonge si les ouvrières orphelines ont à s'occuper d'un couvain de reine.

d) Le rythme de ponte des ouvrières est continu; la ponte abondante au début, se prolonge entre 4 et 8 semaines. Elle a lieu une fois généralement au cours d'une même saison.

Le taux des ouvrières pondeuses dans une société orphelines, a été évalué à 60% à peu près. Les jeunes ouvrières de la saison ne pondent que l'année suivante. La fertilité, au cours de la première année de ponte, semble être plus importante que celle de la deuxième année.

e) La durée totale du développement des mâles, à la température de 24 à 26°C, est de 52 jours en moyenne, répartis successivement en 14, 20 et 18 jours pour les développements: embryonnaire, larvaire et nymphal. Cette ponte conduit toujours à des mâles: c'est donc une parthénogenèse arrhénotoque des ouvrières.

La longévité des ouvrières a été évaluée à trois ans à peu près. La naissance des ouvrières a lieu à partir de mai. La période d'hibernation va généralement de fin-novembre à fin-février. La ponte commence en avril généralement.

f) La température modifie le cycle vital d'une société orpheline:

— Le froid est nécessaire pour provoquer au cours d'une même année deux vagues de ponte;
— des saisons «extra» sont créées artificiellement et les périodes de ponte sont avancées;

— les mâles peuvent naître en hiver, lorsque les conditions expérimentales s'y prêtent;
— la longévité des ouvrières pondeuses est réduite par suite de la fatigue physiologique de celles-ci.

Les ouvrières comme la reine passent par une période de repos obligatoire qui correspond dans la nature au froid de l'hiver. Ce froid est nécessaire pour éliminer la fatigue physiologique. Un orphelinage en été, ne conduit nécessairement pas à la ponte des ouvrières.

La température ne peut empêcher l'alternance des phases de repos et d'activité. Des facteurs physiologiques internes, modifiables d'une manière limitée par des facteurs écologiques, régissent le cycle vital de nos Fourmis: la diapause est donc obligatoire.

g) Pour éclaircir certains points concernant le déterminisme de l'inhibition royale, une étude expérimentale a été menée. Elle a conduit aux constatations suivantes:

— Une reine non pondeuse, malade ou vieille donc non fonctionnelle, n'inhibe plus la ponte des ouvrières;
— les cadavres de reines n'exercent pas d'influence sur l'oogenèse des ouvrières;
— une reine, refusée par les expériences d'adoption n'inhibe plus la ponte des ouvrières, malgré sa présence et ses mouvements;
— une reine antennectomisée poursuit son inhibition,
— si à une société orpheline pondeuse, nous rendons la reine, celle-ci inhibe de nouveau la ponte des ouvrières. Si le processus de ponte avait déjà commencé, les ouvrières continuent à pondre momentanément en présence de la reine;
— l'inhibition royale n'est pas due à un mécanisme visuel. Seule l'action psychosomatique semble être en cause.

NEUVIÈME CHAPITRE

DÉTERMINISME D'APPARITION DES CASTES

La présence simultanée, dans une même colonie importante d'*A. frauenfeldi,* des castes femelle, ouvrière et mâle, nous a incité à rechercher les facteurs mis en cause dans le déterminisme de l'apparition de la caste. Nous avons établi plus haut que les mâles sont produits dans les sociétés dépourvues de reine et qui se rencontrent normalement dans la nature. Il nous reste à expliquer comment les 3 castes sont produites simultanément dans une même colonie et à comparer nos résultats à ceux des autres auteurs. De prime abord, trois facteurs semblent participer à la présence de ces castes: ils dépendent de la reine, des ouvrières et des larves. A ces facteurs sont liés des paramètres importants, dont la nourriture et le cycle évolutif sont les principaux.

1. Étude expérimentale

A — *Expérience fondamentale:* origine des femelles ailées et des mâles.

1) *Dispositif expérimental:* le nid à chambres multiples (Fig. 1).

Pour réaliser des élevages permettant d'obtenir les trois castes à la fois, nous avons effectué le montage suivant:

a) Une boîte centrale en plâtre ayant 30 × 40 × 3 cm, servant de champ commun où se rencontrent les ouvrières est recouverte d'une plaque en verre, (boîte N° 5). De chaque côté elle est flanquée de deux petites boîtes identiques en plâtre ayant

chacune 20 × 13 × 3 cm. Toutes ces boîtes sont reliées par des tubes en plastique ayant 14 mm de diamètre et 3 cm de longueur.

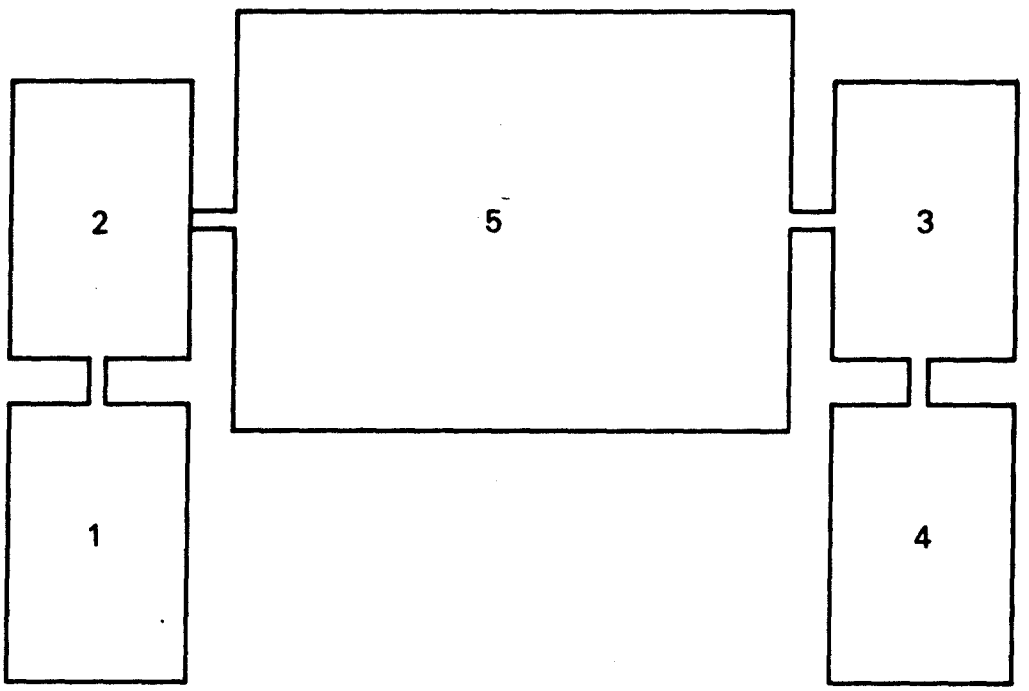


FIG. 1: Dipositif expérimental où
l'on peut obtenir simultanément les trois castes.

b) Chaque petite boîte (N° 1, 2, 3 et 4) est formée de trois chambrettes communicantes et d'un réservoir à eau. Une plaque en verre, surmontée par une étoffe opaque, recouvre chaque boîte. La boîte N° 5 est surmontée par deux pièces en cartons ayant 15 × 30 cm et assurant une demi obscurité.

L'eau est ajoutée régulièrement chaque semaine dans les boîtes N°2 et N° 3. La nourriture est déposée dans les boîtes N° 1 et N° 4. Cette nourriture variée est formée de sucre, miel, insectes fraîchement tués et larves d'insectes divers: donc des substances hautement énergétiques et en quantité suffisante.

2) *Marche de l'expérience:*

Nous reproduisons ci-dessous les étapes suivies dans l'installation d'une colonie et le comportement de celle-ci au cours des premiers jours qui suivent sa capture. L'exemple choisi est

celui du nid 186 formé d'une reine et de 5000 ouvrières à peu près. La capture a eu lieu le 6-3-74 dans les jardins de la Faculté des Sciences. La fourmilière formait une seule agglomération et contenait quelques œufs de reine: la ponte a dû sans doute commencer une semaine plus tôt.

La «boule» de fourmis est déposée dans la boîte N° 5. Après une faible période d'agitation, trois groupements assez rapprochés se forment dans la boîte N° 5 (voir fig. 1).

Le 9-3-74, la grande majorité des fourmis a déménagé vers la boîte N° 2, qui est presque entièrement occupée. Les jours suivants nous avons vu des ouvrières parcourir les autres boîtes de ce nid.

Le 15-3-74, un petit groupement d'ouvrières se forme dans la boîte N° 3. Nous estimons ces ouvrières à 200 individus à peu près; ce nombre augmente doucement au début. Dans la boîte N° 5, un petit noyau d'ouvrières est retranché dans un coin. Il semble que ces ouvrières se déplacent de temps à autre, vers la boîte N° 2 ou vers la boîte N° 3.

La colonie est prospère, le couvain ne cesse d'augmenter dans la boîte N° 2 où la reine habite.

Au cours du mois d'avril, et de temps en temps nous observons des ouvrières qui transportent des œufs, et plus souvent des larves, pour les amener de la boîte N° 2 vers la boîte N° 5 et souvent continuer vers la boîte N° 3. Il semble que ces ouvrières élisent domicile dans la boîte N° 3, où leur nombre augmente tout au long du mois d'avril.

Le 11-5-74, un paquet d'œufs est observé dans la boîte N° 3. Ces œufs présentent les caractéristiques des œufs d'ouvrières. En même temps et toujours dans la boîte N° 3, 800 à 1000 ouvrières sont affairées autour des larves qu'elles ont amenées de la boîte N° 2.

Le 10-6-74, le couvain est abondant dans les boîtes N° 2 et 3. De nombreux cocons d'ouvrières et de mâles sont dans la boîte N° 5. Ceci n'a rien d'étonnant, car c'est l'endroit le plus sec de la colonie. Ces cocons sont disposés en petits tas où l'on distingue facilement, d'après leur taille, les cocons de mâles (L = 2,66 mm) de ceux d'ouvrières (L = 2,30 mm).

Le 9-7-74 beaucoup d'ouvrières peu pigmentées et de mâles se remarquent dans la boîte N° 5. Ceux-ci sont en «troupeau» à l'orifice de la boîte N° 3. En même temps dans la boîte N° 3, nous notons la présence de grosses larves mesurant 1,5 fois la longueur d'une ouvrière et ayant les caractéristiques des larves de femelles.

Le 15-7-74, un cocon de femelle apparaît reconnaissable à sa taille (L = 4,87 mm de moyenne).

Le 18-7-74, plusieurs jeunes ouvrières, plusieurs mâles, deux gros cocons de femelles se trouvent dans la loge N° 5, de grosses larves dans la loge N° 3 et des cocons d'ouvrières dans la loge N° 2 avec le reste du couvain.

Le 30-7-74 une femelle ailée apparaît.

Le 8-8-74 on pouvait dénombrer dans la grande boîte N° 5 plus de 200 mâles et huit femelles ailées.

Le nombre d'ouvrières est égal, à la fin de l'été, à 6000 à peu près. A cette même époque, plusieurs centaines de cadavres d'ouvrières, ainsi que les cadavres des mâles et des femelles ailées, sont entassés dans un coin de la boîte N° 5. D'autres cadavres sont dans les boîtes N° 1 et N° 4.

L'année suivante, les larves de femelles font leur apparition, à partir de la mi-mai; les premiers mâles apparaissent le 20 juin et les premières femelles le 8 juillet. Le transport d'œufs et de larves variées, issues de la reine, s'observe dans la boîte N° 5 grâce aux individus qui se déplacent entre les boîtes N° 2 et N° 3.

3) *Interprétation et comparaison avec les fourmilières dans la nature*.

a) L'origine des mâles n'est pas difficile à expliquer: des ouvrières s'isolent et n'ont apparemment plus de contact direct avec la reine, bien que les chances d'un tel contact restent toujours possibles. Ces ouvrières pondent, bien que la distance qui les sépare de la reine dépasse à peine les 40 cm. Dans la nature, les fourmilières populeuses d'*A. frauenfeldi* (vide supra) sont ramifiées et étalées pouvant atteindre des distances, entre reine et groupes d'ouvrières, souvent supérieures à 50 cm, d'où la provenance probable des mâles.

Ainsi l'origine des mâles dans l'expérience citée, est due à une ponte d'ouvrières.

b) L'origine des femelles ailées est due à l'isolement d'un autre groupe d'ouvrières, chargées d'œufs et de larves retirés du couvain royal. Ce groupe commence par un noyau qui s'agrandit progressivement jusqu'à atteindre plusieurs centaines d'individus. Les ouvrières, s'affairent autour de ces larves. Elles sont probablement empêchées de pondre, ou tout au moins que leur ponte est retardée. Il n'est pas exclu que ces ouvrières éleveuses de larves royales conservent un certain contact avec la reine qui contribuerait à inhiber leur propre ponte.

Si les ouvrières qui s'occupent des larves sont portées à pondre, ce phénomène n'aurait lieu que 30 jours au moins après leur isolement. Cette durée est suffisante pour amener les larves royales au stade nymphose comme nous allons le voir dans la chronologie du développement des femelles ailées. TOROSSIAN (1966) a pu obtenir expérimentalement des sexuées femelles chez *Dolichoderus quadripunctatus,* en séparant une colonie de sa reine. Les ouvrières orphelines ne doivent pas pondre; pour cela l'auteur réintroduit la reine périodiquement dans l'élevage, le temps de réponse, chez *D. quadripunctatus* est court de 4 à 5 jours environ tandis que chez nos Fourmis ce temps de réponse étant beaucoup plus long surtout en présence de couvain, *les ouvrières durant toute la période d'élevage ne sont pas pondeuses.*

Pour expliquer le départ et l'isolement des ouvrières éleveuses de larves royales, nous pouvons avancer que dans le nid Janet N° 2, il y a un nombre très élevé d'ouvrières (4 à 5000). La ponte royale est aussi très abondante, de même que le couvain. L'espace offert à ces ouvrières, vivant à proximité de la reine, est réduit. Il est logique de penser que des ouvrières quittent le logis royal avec du couvain vers des endroits moins denses et propices du point de vue humidité et nourriture. En même temps, nous pensons que le pouvoir inhibiteur de la reine ne peut pas s'étendre sur une masse aussi importante d'ouvrières, il est fort probable qu'un bon nombre d'ouvrières, échappe à ce pouvoir. D'ailleurs nous avons pour confirmer cette hypothèse, les exemples de sociétés formées de moins de 1000 ouvrières qui

restent généralement en un seul groupe, même si l'espace qui leur est offert est grand.

Les ouvrières ne «choisissent» pas le couvain royal qu'elles transportent quand elles s'éloignent de la reine. Une partie des œufs déplacés est sans doute donnée en nourriture aux larves, ou peut être dévorée par les ouvrières. Certains auteurs ont signalé, d'ailleurs, que l'absence de la reine incite les ouvrières à l'oophagie (entre autres TOROSSIAN 1966). Le comportement des ouvrières change en l'absence de la reine et leur oophagie latente se manifeste alors.

Le couvain transporté se transforme en femelles ailées et en jeunes ouvrières.

Dans la nature la fourmilière, d'*A. frauenfeldi* qui n'a pas de forme déterminée, est très vaste offrant ainsi aux ouvrières la possibilité de s'éloigner facilement de la reine, chaque fois que leur densité élevée fait relâcher l'attraction de celle-ci. Ces ouvrières isolées échapent au contrôle de la reine et forment de nouvelles reines.

B — *Expérience complémentaire:*

Parallèlement à l'expérience précédente, nous avons placé dans un nid à chambres multiples, une colonie importante capturée dans la nature. Les ouvrières se sont scindées en deux, dont le groupe le moins important, a occupé la boîte N° 3. Les premiers mâles ont apparu à la fin de juin. A la mi-juillet, 2 gros cocons de femelles apparaissent dans la chambre N° 5, et 3 grosses larves de femelles dans la chambre N° 3.

Le 18-7-74 nous avons secoué le nid pour inventorier le couvain, ce qui a perturbé la tranquilité des différents individus. Affolées, les ouvrières ont déménagé le couvain. Plusieurs d'entres elles ont amené des cocons et des larves, parmi lesquelles les deux cocons de femelles, dans la boîte N° 2 qui contient la reine. Le lendemain, les cocons de femelles étaient ouverts et vidés, les nymphes détruites. De même les grosses larves ont subi le même sort. Des ouvrières consommaient une de ces larves.

Nous pensons que le voisinage de cocons et de larves de femelles ailées avec la reine a provoqué la destruction totale de ces cocons et de ces larves. Cette destruction a-t-elle été provoquée par la reine ou par les ouvrières qui l'accompagnent? Chez les Polistes la femelle de rang supérieur détruit elle-même, par une sorte d'oophagie différentielle les œufs des femelles de rang inférieur de la société (DELEURANCE, 1950, et GERVET, 1962). Nous ne pensons pas que la reine soit capable de détruire elle-même ce couvain; car elle est toujours nourrie par trophallaxie, et l'on ne l'a jamais observée en train de s'attaquer à ce qui l'entoure. Elle est plutôt passive et vit totalement aux dépens de ses ouvrières. Il est fort probable donc que les ouvrières détruisent ce couvain, incitées par la présence de la reine.

C — *Origine des mâles:*

Des mâles peuvent-ils provenir d'une ponte de reine?

Nous décrivons dans l'exemple suivant le développement d'une colonie capturée dans la nature le 8-3-74. Elle contient une reine et environ 1500 ouvrières. Elle est placée dans une petite boîte de type Janet reliée à une autre petite boîte sèche.

Les ouvrières ont formé, tout au long de cette expérience, un seul groupe entourant la reine.

La ponte est tardive, les premiers œufs apparaissent au début de mai. Le 22-5, les larves sont au stade L3. Le 12-6 on observe avec des L4 normales quelques grosses larves plus grandes que celles qui donnent des ouvrières.

Le 3-7, il y a des cocons d'ouvrières et deux cocons plus grands.

Le 25-7, un mâle fait son apparition; le couvain est de composition variée où l'on distingue un grand nombre de cocons d'ouvrières.

Le 2-8, un deuxième mâle apparaît, des ouvrières le lêchent. Il est avec le reste du couvain à 3 cm de la reine à peu près.

Ces mâles meurent quelques jours après.

Remarques :

De nouvelles ouvrières continuent à apparaître normalement jusqu'au 4-10. Le couvain et la masse des ouvrières sont toujours dans la même chambre que la reine. Nous n'avons observé à aucun moment d'œufs d'ouvrières.

Interprétation :

Chaque fois que nous avons obtenu des mâles dans un élevage contenant une reine, les nids étaient abrités dans des boîtes multiples, ce qui donnait aux ouvrières la possibilité de s'isoler et de s'éloigner de la reine pour pondre. Ce n'est pas le cas dans l'exemple que nous venons de citer: à aucun moment les ouvrières n'ont formé de groupes autonomes; que ce soit dans la même boîte où loge la reine ou bien dans l'autre boîte sèche. Si les ouvrières avaient pondu, le nombre d'œufs aurait été plus important et celui des mâles aussi.

A la lumière de cet exemple et d'un autre similaire, nous croyons que ces mâles proviennent des premiers œufs émis par la reine. Nos résultats confirment ceux de DELAGE (1968) qui a affirmé que les premiers œufs pondus au printemps, par la reine de *Messor capitatus,* donnent des mâles.

De même nos résultats ici vont dans le même sens que ceux de GOSSWALD et BIER (1955) qui ont montré que chez des *Formica* du groupe *rufa* les œufs mâles seraient des œufs d'hiver pondus par la reine alors que la température est en dessous de 19,5°C, laquelle température empêcherait le fonctionnement des muscles de la spermathèque.

Signalons que le nombre de mâles obtenus est réduit, peut-être à cause des conditions expérimentales; de même la présence de la reine ne provoque pas la destruction du couvain mâle.

D — *Étude expérimentale des différents facteurs permettant l'élevage de larves donnant des femelles ailées:*

Dans le but de connaître:

— Le nombre minimum d'ouvrières susceptibles d'élever des larves issues de la reine jusqu'à les conduire au stade imago femelle.

— Le stade larvaire bipotentiel capable d'évoluer en femelle ou en ouvrière selon l'apport trophique qui lui est assuré.
— La période du cycle annuel, où un stade larvaire déterminé, est susceptible de se transformer en femelle ailée.

Les expériences suivantes ont été réalisées:

1) *Recherche du nombre minimum d'ouvrières.*

Une colonie importante d'*A. frauenfeldi* a été partagée au début du mois de mai 1975, en plusieurs lots d'ouvrières orphelines, formés comme suit:

4 lots de 150 ♀
5 lots de 300 ♀
5 lots de 400 ♀
5 lots de 500 ♀
5 lots de 600 ♀

A chacun de ces lots nous avons confié 50 œufs de reine. Les résultats obtenus sont les suivants:

— une bonne partie des œufs a été détruite ou consommée.
— dans les lots de 150 et 300 ouvrières nous avons obtenus quelques nouvelles ouvrières.
— dans 2 des 5 lots de 400, nous avons observé la formation respective de 2 et de 3 grosses larves caractéristiques de femelles ailées. Une seule de ces larves a complété son évolution.

Dans les lots de 500 et de 600 ouvrières le nombre de larves et de cocons de femelles est plus important (8 à 12). Notons que dans toutes ces expériences la nourriture est abondante et variée. Plusieurs ouvrières sont mortes avant la fin de l'expérience. Chaque expérience a duré deux mois en moyenne.

Nous pouvons considérer le chiffre 400 comme étant le nombre minimum d'ouvrières susceptibles d'élever des larves issues d'œufs de reine, pour les conduire jusqu'au stade de ♀ ailée.

2) *Possibilités évolutives des différents stades larvaires.*

Nous avons installé au début de mai des lots de 600 ouvrières auxquelles nous avons confié des larves de différents

stades issues d'une ponte royale. Ces lots reçoivent le même nombre de larves et sont répartis comme suit:

3 lots + 10 L1
3 Lots + 10 L2
3 lots + 10 L3
3 lots + 10 L4

Nous remarquons que seulement dans les lots contenant des larves du 1er et du 2e stade, on obtient la production de larves, de cocons et d'imagos de femelles. Ces résultats sont résumés dans le tableau suivant: Table 1.

TABLE 1: Possibilités évolutives des différents stades larvaires.

ouvrières + larves	*lot*	*résultats*
600 ☿ + 10 L1	1	1 cocon ♀ + 4 cocons ☿
	2	3 cocons ♀
	3	2 cocons ☿
600 ☿ + 10 L2	1	3 cocons ♀ + 2 cocons ☿
	2	2 cocons ♀ + 4 cocons ☿
	3	7 cocons ☿
600 ☿ + 10 L3	1	4 cocons ☿
	2	6 cocons ☿
	3	5 cocons ☿
600 ☿ + 10 L4	1	6 cocons ☿
	2	7 cocons ☿
	3	3 cocons ☿

3) *Période de l'année où apparaissent les femelles ailées.*

Toutes les expériences relatées au paragraphe précédent, ont été répétées de la même manière mais aux mois de juillet et d'août. Dans aucun cas nous n'avons pu observer l'apparition de larves de femelles. De deux choses l'une: ou bien les œufs et les larves émis par la reine ont perdu leur bipotentialité, ou bien, et ceci est le plus probable, les ouvrières, passés les deux premiers mois de la saison active, sont devenues physiologiquement fatiguées et de ce fait ne sont plus aptes à élever des larves de femelles.

Résultats et Interprétation :

a) Le nombre minimum d'ouvrières d'*A. frauenfeldi* susceptibles de mener à son terme le développement des larves royales est de 400. En présence de la reine de *Formica nigricans,* il faut 600 ouvrières pour élever une reine, alors que 30 sont aptes à le faire en son absence (GOSSWALD et BIER op. cit.). Chez nos Fourmis l'élevage d'une nouvelle reine ne s'effectue pas au contact direct de l'ancienne reine. De plus dans les élevages, où de nouvelles reines ont fait leur apparition, le nombre des ouvrières éleveuses n'a pas toujours été le même au début et à la fin de l'expérience. Mais malgré cela, c'est le nombre au départ qui a été pris en considération.

b) Le stade larvaire le plus élevé, ayant la potentialité d'être orienté dans la voie femelle ou dans la voie ouvrière est le deuxième. Ceci n'exclut pas le fait que des œufs ou des larves du premier stade peuvent être soignés par des ouvrières isolées qui les conduisent au deuxième stade et, de là vers l'état imaginal de reine. Du troisième stade et au delà, l'évolution vers la phase ouvrière est irréversible.

Nous donnons à titre d'exemples les stades larvaires où la bipotentialité est remarquée chez certaines espèces de fourmis: Chez les *Myrmica* du groupe *rubra,* étudiées par BRIAN et son école (1951-1967), ce sont les larves hivernantes suffisamment grandes (?) qui peuvent donner des reines. Chez *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA, 1969 a) seule la larve hivernante du 3^{e} stade est bipotentielle. Il en est de même chez les *Messor ebeninus* (TOHMÉ, 1972 a) où cette larve peut donner des ouvrières major ou minor en fonction des soins qu'elle reçoit.

Pour les fourmis qui n'ont pas de couvain hivernant, citons l'exemple de *Monomorium pharaonis* (PEACOCK et BAXTER, 1950; HALL et SMITH, 1953, PEACOCK, SMITH, HALL et BAXTER, 1954). Chez cette espèce, les larves sont bipotentielles dans les 9 à 10 jours qui suivent leur éclosion.

c) Au cours d'une seule période de leur cycle annuel, les ouvrières d'*A. frauenfeldi* sont aptes à élever des larves issues de la ponte royale pour les orienter vers l'état imaginal femelle. Cette période correspond aux mois de mai-juin. Chez *Formica*

nigricans (GOSSWALD et BIER op. cit.), deux périodes du cycle saisonnier sont favorables à cet élevage.

E — *Expériences montrant le rôle des ouvrières dans la nutrition des larves:*

1) *1re expérience.*

Pour mettre en évidence le rôle des ouvrières dans l'apparition du couvain royal, nous avons mené, au printemps 1975, les quatre séries d'expériences parallèles suivantes:

Chaque série est formée de trois lots de 500 ouvrières chacun. A chaque lot on confie huit jeunes larves issues d'un couvain royal. Chaque série suit le régime alimentaire suivant:

Série A: diète hydrique.

Série B: régime sucré.

Série C: alimentation variée mais faible, fournie une fois chaque dix jours.

Série D: Expérience témoin: riche alimentation variée et fréquente.

Les résultats sont les suivants: dans la série A, la mortalité des ouvrières est assez élevée, et les larves sont mangées par les ouvrières restantes. Très peu d'ouvrières naissent dans les séries B et C. Nous n'avons jamais pu observer l'apparition de la caste femelle dans les nombreux élevages où le régime était exclusivement sucré; bien que souvent le nombre des ouvrières éleveuses soit bien supérieur à 500 et le nombre de larves égal à 8 au moins et à 20 au plus.

Dans la série D témoin, on obtient des femelles.

2) *3e expérience.*

Qu'arriverait-il si dans des élevages, où des larves de sexuées femelles font leur apparition, les ouvrières sont soumises à la diète hydrique. Nous reproduisons l'exemple du nid 322, formé de 400 ouvrières orphelinées le 1-5-75, et auxquelles nous avons donné 50 œufs de reine. Le 21-6-75 deux grandes larves de femelles sont signalées, on s'arrête alors de nourrir cet élevage. Le 4-7 les grandes larves ont disparu.

Conclusion :

De ces deux expériences nous pouvons déduire que la nourriture, que ce soit du point de vue quantitatif ou qualitatif, est un facteur déterminant de la formation de larves d'ailés. Les résultats de nos recherches sont concordants avec ceux d'EZIKOV (1934) qui montre que la quantité de l'aliment pris par des larves de *Camponotus* et de *Myrmica* peut modifier la caste de l'adulte femelle: les larves soumises à la diète donnent des ouvrières. Également nous confirmons les travaux de WESSON (1940) sur *Leptothorax duloticus*.

Une nourriture sucrée permet l'apparition d'ouvrières. Il est indispensable, pour obtenir la caste femelle, de soumettre l'élevage à un régime carné.

Lorsque la nourriture diminue, une larvophagie se déclare, et les larves déjà sexualisées disparaissent, détruites par les ouvrières.

Les ouvrières bien portantes et reposées sont les intermédiaires de ce déterminisme trophogénétique; nos résultats concordent avec ceux de PASSERA (1969 a et b) sur *Plagiolepis pygmaea*.

2. ANALYSE DES RÉSULTATS

De l'étude expérimentale que nous avons effectuée et qui nous a permis d'obtenir des femelles ailées, nous avons constaté que plusieurs facteurs entrent en jeu. Ces facteurs dépendent soit de la reine, soit des ouvrières et de la nourriture, soit des larves et de la période du cycle évolutif. Nous avons pu mettre en évidence aussi la chronologie du développement des femelles ailées.

A — *Facteurs relevant de la reine*:

Dans tous les élevages formés d'une ou de deux petites boîtes, nous n'avons *jamais* obtenu de femelles ailées. Un peu plus de 200 élevages nous permettent de l'affirmer. Donc *en présence de la reine, il n'y a jamais de genèse de femelles ailées.*

La caste femelle provient sans aucun doute d'œufs émis par la reine et soignés par des ouvrières éloignées de leur reine.

Dans le cas où des larves et des cocons de la caste femelle sont mis en contact avec la reine, les ouvrières détruisent les cocons et dévorent les nymphes et les larves. C'est sans doute la présence de la reine qui pousse les ouvrières acolytes à effectuer cette destruction, nos résultats sont plus rigoureux que ceux obtenus chez *Myrmica rubra* par BRIAN (1963) et chez *Formica rufa pratensis* par GOSSWALD et BIER (1954 a et b).

Dans le cas où la reine est enlevée, les ouvrières orientent les larves dans le sens de la caste femelle de façon à obtenir des «femelles de remplacement», comme il est d'usage chez les Abeilles et chez les Termites. C'est un phénomène de régulation sociale comme GRASSÉ (1958) l'a bien défini.

B — *Influence des ouvrières*:

Ce sont les ouvrières qui entretiennent les larves destinées à donner des femelles. C'est de leur activité, c'est-à-dire de leur état physiologique, et de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible, que dépend cette orientation. L'activité des ouvrières est d'autant plus efficace qu'elles ont subi une période de repos hivernal; elles jouent alors un rôle déterminant dans la formation du couvain royal, en fournissant aux jeunes larves l'aliment destiné à leur sexualisation. Chez nos fourmis, le déterminisme de l'apparition des castes femelles semble être surtout trophogénique. La caste est tributaire de l'activité nourricière des ouvrières comme chez *Formica nigricans* (= *F. rufa pratensis*), et les autres *Formica* du groupe *rufa* étudiées par l'école de GOSSWALD et BIER (1953-1963).

Le jeûne et la diète hydrique ne permettent de former que des ouvrières, et ceci lorsque les larves ne sont pas entièrement dévorées. Un aliment riche en protide et en matières sucrées provoque la genèse de la caste femelle.

Il faudrait un nombre très élevé de nourrices pour jouer le rôle d'intermédiaires et s'occuper d'un nombre restreint de larves. Nous n'avons pas établi exactement le rapport du nombre

d'ouvrières sur celui du nombre de larves à sexualiser, mais plusieurs observations nous permettent, cependant, d'évaluer ce rapport à 30-50 ouvrières par larve.

C — *Influence des œufs, des larves et du cycle annuel :*

Nous avons établi précédemment;

— Que les colonies d'*A. frauenfeldi* n'ont pas de couvain hivernant.
— Les premiers œufs de la saison sont plus gros que les autres.
— Les femelles ailées naissent d'une façon continue entre le début de mai et la première semaine de juillet sur la côte libanaise.
— Les premières larves font leur apparition au début d'avril.

Nous pouvons avancer que les premières femelles ailées proviennent des premiers œufs de la saison donc des grands œufs. Pourtant les femelles qui apparaissent un peu plus tard, ne proviennent pas forcément de gros œufs. Nous pouvons donc dire que le caractère taille de l'œuf ne semble pas intervenir dans le déterminisme de la caste femelle.

Cependant les œufs pondus depuis la fin de février jusqu'en avril, et desquels sont probablement issues les femelles, subissent un développement embryonnaire, beaucoup plus long qu'en été, car ils sont influencés par la température relativement froide de cette époque.

Seules les larves du 2e stade présentent une potentialité que la nourriture, lorsqu'elle est adéquate, fait orienter vers le stade de femelle, où vers le stade ouvrier dans le cas contraire.

GOSSWALD et BIER (1953 - 1957) ont étudié le déterminisme des castes chez le groupe de *Formica rufa* qui hiverne sans couvain; et ont trouvé chez l'espèce *F. polyctena* un dimorphisme saissonnier des œufs. Les œufs pondus à la fin de l'hivernage contiennent un cytoplasme polaire, riche en ARN et sont susceptibles de donner des femelles. Les œufs pondus pendant la saison chaude sont plus petits et leur cytoplasme est pauvre en

ARN. Ces auteurs ont conclu qu'uniquement les œufs d'hiver sont différents du point de vue cytoplasmique et évoluent en reines. Nos travaux personnels ont montré que les gros œufs aussi bien que les œufs normaux sont susceptibles d'évoluer en femelles, lorsque les conditions alimentaires sont assurées. Ces mêmes auteurs montrent aussi que le déterminisme final de la caste femelle a lieu au cours des premières 72 heures après l'éclosion des larves à la température de 27°C (GOSSWALD et BIER, 1957). Nos travaux concordent avec ce résultat car, à une telle température et au cours de la même durée de temps, les larves de nos fourmis atteignent le 2e stade de leur développement.

Nous pouvons ajouter aussi que l'évolution des larves est irréversible après le deuxième stade, lorsque la nourriture est variée et abondante. Donc le déterminisme chez *A. frauenfeldi* est trophogénique.

D — *Chronologie du développement des femelles ailées*:

Le stade embryonnaire ainsi que le premier et le deuxième stade larvaire sont identiques à ce que l'on observe dans la chronologie du développement qui donne des ouvrières. Ces différents stades sont relativement plus longs que ce que l'on observe en été dans les fondations indépendantes et dans les sociétés âgées, car la température estivale est plus élevée. Ici cette durée est d'un mois environ.

A partir du deuxième stade, les larves ont deux destinées, celles qui s'orientent vers l'état imaginal femelle ont respectivement les durées moyennes suivantes:

L2 — nymphose = 22 jours.

nymphose — femelle = 20 jours.

En revanche, celles qui s'orientent vers l'état imaginal ouvrière ont les durées respectives suivantes:

L2 — nymphose = 14 jours.

nymphose — ouvrière = 18 jours.

Nous pouvons donc dire que les différents stades de développement de la caste femelle sont nettement plus longs que

ceux de la caste ouvrière. Il en est de même chez *Monomorium pharaonis* (PEACOCK, BAXTER et al. op. cit.). Les ouvrières sont élevées plus rapidement que les femelles ailées, car elles reçoivent moins de soins et de nourriture. Mais malgré cela, certaines espèces de fourmis, telles que les *Eciton* d'Amérique, présentent un développement de reine plus court que celui des ouvrières (SCHNEIRLA et BROWN, 1952) car celles-ci s'occupent d'un nombre réduit de larves qu'elles élèvent rapidement à la caste de reine.

3. MÉCANISME DU DÉTERMINISME

A — *Les facteurs du déterminisme des castes d'A. frauenfeldi :*

Trois catégories de facteurs sont supposées déterminer la répartition des castes chez les fourmis:

1) *Les facteurs blastogéniques et cytoplasmiques* qui imputent à l'œuf de contenir les caractères aptes à produire la caste.

Nous n'avons pas effectué de recherches particulières pour élucider cette question. Mais nous avons remarqué que les œufs de différentes tailles, émis par la reine, donnent aussi bien des ouvrières que des reines. Ceci nous permet donc d'éliminer les facteurs cytoplasmiques comme causes du déterminisme des castes.

2) *Les facteurs écologiques,* tels que hibernation, cycle annuel et diapause, qui agissent par l'intermédiaire de la température et du cycle physiologique sur les ouvrières nourrices, la reine et les larves. Le facteur diapause, n'entre pas en jeu en ce qui concerne les larves, puisqu'il n'y a pas de larves hivernantes chez *A. frauenfeldi.* Cependant, ce facteur joue un rôle primordial par rapport aux ouvrières qui rompent la diapause en fin mars-début avril et sont, de ce fait, reposées, aptes à s'occuper des œufs et des larves issus de la reine qui émet ses œufs en fin février. Les ouvrières reposées, et qui s'isolent pour soigner le couvain royal, n'ont pas le temps d'avoir leur propre couvain et par suite de se fatiguer.

Le développement qui conduit vers l'état imaginal femelle se déroule pendant une période où la température ambiante est relativement basse. Ce développement total a une durée de deux mois au moins. Nous croyons que ce développement «au ralenti» contribue efficacement à déterminer la caste femelle. D'ailleurs la température post-hivernale est considérée par BRIAN et son école (op. cit.) comme un des six facteurs agissant sur le déterminisme des castes chez *Myrmica*. Bien que ce ne soit pas un «couvain dormant» comme plusieurs auteurs l'appellent (cf. *Myrmica, Plagiolepis, Leptothorax*) il lui ressemble quand même et s'oppose au couvain «rapide» qui conduit exclusivement à des ouvrières. GOSSWALD et BIER (1955) ont montré que les œufs d'été pondus par les femelles de *Formica rufa* sont susceptibles de donner uniquement des ouvrières.

3) *Les facteurs trophogéniques* qui dépendent à la fois de la nutrition des larves quantitativement et qualitativement, de la qualité physiologique des ouvrières (reposées ou fatiguées, jeunes ou âgées), du nombre des éleveuses et des larves, de l'état de celles-ci et de l'action sociale de la reine.

Le facteur trophogénique semble être incontestablement la cause directe de la production de femelles ailées, de l'espèce *A. frauenfeldi*. Les ouvrières, leur nombre, leur état physiologique, les conditions écologiques post-hivernales contribuent à rendre efficace ce facteur.

La différenciation trophique de la caste caractérise plusieurs Fourmis telles que: *Pheidole pallidula*. (GOETSCH 1937; 1939; BONTPART 1964), *Dolichoderus quadripunctatus* TOROSSIAN (1960, 1966), *Monomorium pharaonis* (PEACOCK et BAXTER et al. 1950-1954) *Plagiolepis pygmaea* (PASSERA 1969 a et 1969 b).

B — *Production des différentes castes*:

Étudions maintenant dans les paragraphes suivants le mécanisme de la production des mâles, des ouvrières et des reines.

1) *Production des mâles*.

Les mâles semblent provenir en grande majorité des œufs arrhénotoques produits par des ouvrières orphelines qui ont bourgeonné soit avant l'hibernation générale (novembre-décembre), soit au début de la belle saison (avril-mai).

Si pour TOROSSIAN (1966) les mâles de *Dolichoderus quadripunctatus* ne proviennent que des ouvrières, pour DELAGE (1968) c'est le contraire, les mâles sont engendrés par la reine elle-même chez *Messor capitatus*. Chez *Plagiolepis pygmaea*, espèce phylogénétiquement très proche de nos fourmis, PASSERA (1969 a) trouve que la production des mâles est assurée par la ponte des reines et non par celle des ouvrières. Pour *A. frauenfeldi*, en plus de la production de mâles par les ouvrières orphelines, des premiers œufs de la saison, pondus par la reine, peuvent éclore des mâles que soignent des ouvrières acolytes de la reine. LEDOUX (1949) a trouvé qu'en présence d'ouvrières, les mâles issus d'œufs de reine, se développent parfaitement.

2) *Production des ouvrières*.

Les ouvrières proviennent de la ponte de la reine. Nous avons établi précédemment qu'une jeune fondation produit exclusivement des ouvrières au courant des deux premières années de sa vie. De même dans nos élevages, la production estivale et automnale d'une colonie complète est strictement formée d'ouvrières. Au début de la belle saison, la production des ouvrières va de pair avec la production des femelles ailées, selon la complexité des facteurs qui entrent en jeu.

3) *Production des femelles ailées*.

Différentes conditions doivent être remplies pour qu'une société d'*A. frauenfeldi* produise des femelles ailées:

— Éloignement de la reine.
— Présence de larves de 2e stade au plus.
— Un grand nombre de nourrices disposant d'une alimentation riche et variée.
— Coïncidence de la présence d'ouvrières sortant d'hibernation et de larves ayant subi un développement em-

bryonnaire lent: ceci correspond à une période déterminée du cycle saisonnier.

Quand toutes ces conditions sont assurées simultanément, il y a grande chance de voir apparaître des femelles ailées. La condition principale reste quand même le pouvoir inhibiteur de la reine sur la production d'autres femelles ailées.

C — *Mécanisme de l'inhibition royale:*

La reine agit, par sa présence directe et son contact étroit avec les ouvrières, sur l'activité et le comportement de celles-ci. Il semble que lorsque la densité de la population ouvrière dans un nid, atteint un certain niveau élevé, des ouvrières s'isolent en emportant avec elles du couvain royal. Ce bourgeonnement s'est effectué de lui-même dans nos élevages et doit se dérouler de la même façon dans la nature. En présence de la reine, les ouvrières sont empêchées de former des femelles ailées. Comment cette influence de la reine est-elle transmise aux ouvrières?

Deux types de mécanisme sont généralement invoqués. L'inhibition royale peut être le résultat d'une action à caractère chimique phéromonale ou à caractère psychosomatique.

Nous n'avons pas effectué de recherches spéciales sur ces mécanismes. Mais le fait de trouver, aussi bien en laboratoire que dans la nature, deux groupes vivant à proximité l'un de l'autre, le 1er formé d'ouvrières avec du couvain royal, le 2d ayant une reine, des ouvrières et du couvain ordinaire, montre l'inefficacité de l'odeur royale, comme PASSERA (1969 a) l'a remarqué pour *Plagiolepis pygmaea*. Les phéromones, si elles existent, agiraient chimiquement par l'intermédiaire de récepteurs spécifiques comme KAISSLING et RENNER (1968) l'ont démontré dans leurs travaux sur l'Abeille, et nécessiteraient chez *A. frauenfeldi* des stimuli tactiles provoquant chez les ouvrières une réponse qui consiste à rester près de la reine et à ne pas élever du couvain royal.

Les femelles vierges ne semblent pas posséder ce pouvoir inhibiteur, puisque l'apparition des femelles ailées dure, à peu près 2 mois et les premières qui apparaissent restent, en

laboratoire, au contact des ouvrières éleveuses, sans toutefois que leur présence empêche l'apparition de leurs sœurs cadettes. Ces reines vierges semblent se comporter comme les ouvrières en ne provoquant pas la formation de «cour royale».

Nous pouvons donc avancer que le contrôle de la formation de nouvelles reines est réalisé par une reine fécondée et bien portante. Cette inhibition procède de l'*effet de groupe* tel qu'il est présenté dans les différents travaux de GRASSÉ depuis 1946 et dont la dernière définition (1967) s'applique à nos résultats: «c'est l'ensemble des réactions anatomiques, physiologiques ou éthologiques que l'individu manifeste à la suite d'une stimulation sensorielle émanant de ses congénères agissant en tant que source d'excitation spécifique». Le mécanisme de l'inhibition royale est donc bien le résultat des stimulations tactiles.

4. CONCLUSIONS

Un montage artificiel suffisamment étalé pour permettre un déplacement plus libre des ouvrières, nous a permi d'obtenir, en même temps, les trois castes. Les mâles proviennent d'ouvrières qui se sont séparées de la reine et ont pondu et élevé leur couvain. L'observation directe a montré que les mâles peuvent provenir parfois aussi de la première ponte de la reine. Les ouvrières et les femelles proviennent de la ponte royale. Les femelles ailées sont les résultats de l'évolution d'un couvain royal nourri et entretenu par les ouvrières éloignées de la reine. Les contacts entre les ouvrières pondeuses, les ouvrières éleveuses de couvain royal et la reine sont possibles. La séparation des ouvrières s'est effectuée d'elle-même lorsque leur effectif est devenu très élevé. La reine inhibe l'élevage par les ouvrières, de larves se développant en femelles ailées, et incite les ouvrières à détruire les larves et les cocons de sexuées femelles si, accidentellement, ils sont introduits dans son voisinage direct.

Le nombre minimum d'ouvrières capables d'élever des larves royales est de 400. Il faudrait en moyenne une cinquantaine d'ouvrières pour mener à l'état imaginal une larve de femelle ailée.

C'est le 2e stade larvaire qui est bipotentiel, et c'est uniquement au courant de la période de mai-juin que ces larves peuvent être orientées, soit en ouvrières, soit en femelles ailées.

La quantité de la nourriture ainsi que sa qualité sont des facteurs déterminant pour la différenciation des castes en ouvrières et en femelles. Ce déterminisme dépend donc à la fois, de la reine, des ouvrières et des larves:

— En présence directe de la reine, il n'y a jamais de femelle ailée.

— Les larves doivent être tout au plus au 2e stade larvaire.

— Les ouvrières doivent être nombreuses, physiologiquement reposées (sortant d'hibernation et n'ayant pas un couvain propre à élever) et avoir à leur disposition une nourriture riche et variée.

Le développement larvaire de la caste femelle est plus long que celui de la caste ouvrière dans les mêmes conditions écologiques.

La caste femelle est déterminée trophogéniquement et le mécanisme de l'inhibition royale est dû à un effet de groupe provoqué par des stimulations tactiles.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ce travail porte sur l'écologie et la biologie d'une Fourmi méditerranéenne *Acantholepis frauenfeldi,* largement répandue au Liban.

D'un point de vue écologique, trois voies ont été étudiées:

1) *La répartition géographique* est particulièrement régie par les facteurs thermique, hygrométrique et édaphique.

Le facteur thermique règle la répartition de cette espèce au Liban, en limitant son extension aux altitudes inférieures à 1500 m. Mais c'est plutôt le microclimat des chambres supérieures du nid, influencé par la nudité du sol et par l'humidité de l'air qui est le facteur limitatif de la propagation de cette Fourmi car il agit sur l'éclosion des œufs et le développement des larves. Cependant l'humidité du sol influence probablement le plus la vie de nos Fourmis.

Les terrains riches en argile semblent le mieux convenir aux *Acantholepis:*

a) à cause des propriétés adhésives que présentent les boulettes d'argile;

b) vu la compacité que procure l'argile et qui est indispensable à l'établissement des nids;

c) grâce au pouvoir de rétention de l'eau dans les sols argileux.

2) *La structure du nid* varie selon les différentes périodes de l'année, car ces Fourmis présentent un certain nomadisme limité, ne creusent pas de nids mais empruntent les fissures qui se présentent devant elles.

En hiver, où le couvain manque, la colonie est réduite à des groupements plus ou moins importants qui émigrent en surface.

Ils restent plus ou moins éloignés les uns des autres et choisissent un habitat bien drainé. Les pierres plates assurent le meilleur abri. Leur richesse est un facteur favorable à l'élévation de la densité du peuplement. Dans le cas contraire, les fourmis manquent d'abris.

En été, nos fourmis effectuent des déménagements verticaux et horizontaux à la recherche d'une humidité plus élevée, qui, une fois assurée, les fait passer par une phase sédimentaire, riche en larves et cocons. On les voit alors former des colonnes de récolte, envahissant les plantes infestées par les Cochenilles.

Dans les périodes pré et post-hivernales, les ouvrières sont en préparation progressive pour entrer en hibernation ou en sortir.

•

3) Nos recherches centrées sur les *preferenda thermique et hygrométrique,* nous ont permis de tirer les conclusions suivantes:

a) Les fourmis isolées supportent plus longtemps que les fourmis groupées, les températures élevées;

b) La température de 45°C est considérée comme température viable, qu'elle soit dans une atmosphère humide ou sèche.

c) Le thermopréférendum des colonies sans reine est généralement situé entre 18 et 28°C. Pour les colonies avec reine, il se situe autour de 28°C. Dans une phase déterminée du cycle évolutif et selon la composition du couvain, le thermopréférendum est constant.

d) Le couvain est un facteur important déterminant le choix par les ouvrières, de la température idéale au développement. Il joue le rôle d'un pôle d'attraction: les ouvrières effectuent de nombreux déplacements, pour ajuster leurs propres préférenda thermique et hygrométrique à celui du couvain. L'hygropréférendum des ouvrières situé entre 90 et 95% H.R., est supérieur à celui du couvain, situé entre 55 et 70% H.R. Ce qui justifie les déplacements verticaux observés à l'intérieur d'une même fourmilière.

Notre étude sur la biologie d'*A. frauenfeldi* couvre la fondation de la société et son accroissement. L'apparition des différentes castes et l'influence des facteurs écologiques du

milieu, nous ont permis de dégager de l'étude du cycle vital les déterminants de la diapause, les déterminants du contrôle royal de la ponte et de la formation des ailées femelles.

e) La fondation de la société par le mode indépendant est de règle. Mais il ne faut pas exclure la possibilité de fondation par bouturage (surtout dans les rares sociétés polygynes) ou par adoption d'une femelle essaimante par un petit groupe d'ouvrières. Le vol nuptial s'effectue par intermittence pendant le courant de juin-juillet. Les femelles ailées ne se différencient qu'entre le début de mai et le début de juillet. Cette exigence est plus stricte que chez l'Abeille où la formation de nouvelles reines est possible pendant toute la période d'activité.

Au cours de la première et de la deuxième année de sa fondation, et tant que le nombre d'ouvrières n'a pas dépassé le chiffre de 1000 à peu près, la société ne forme que la caste ouvrière.

A la fin de novembre, en général, le couvain disparaît, les ouvrières se ramassent en un, deux ou trois groupes compacts et entrent en diapause. L'hibernation est caractérisée par le manque de couvain dormant. A la fin de février, dans les calies où la reine existe, celle-ci pond. Les ouvrières mettent un mois au moins à se réveiller et à rompre progressivement la diapause.

Dans les fragments de la colonie où la reine est absente, la ponte des ouvrières commence à l'approche de la belle saison. Les œufs évoluent parthénogénétiquement en mâles. Ce fait a été observé aussi bien *in natura* qu'en laboratoire.

Les ouvrières ne sont pas les uniques productrices des mâles. Les premiers œufs de la ponte royale, émis alors qu'il faisait encore froid, semblent n'être pas fécondés et donnent des mâles aussi. Les œufs de reine et les œufs d'ouvrières se distinguent assez facilement et les ouvrières ne pondent pas lorsqu'elles sont en contact direct de la reine.

Pour que les ouvrières pondent, les conditions minimales suivantes doivent être assurées:

— orphelinage depuis 18 jours;
— nombre de 10 ouvrières;
— température de 19-20°C;

— pigmentation tégumentaire achevée;
— nourriture et repos physiologique.

Les ouvrières deviennent des reproductrices de remplacement en l'absence de la reine: c'est un phénomène de régulation sociale.

Un phénomène semblable de régulation apparaît chaque fois que des pondeuses (reine ou ouvrières) sont malades ou mal entretenues, elles émettent alors des œufs abortifs destinés à la consommation.

D'ailleurs le pouvoir inhibiteur d'une reine fatiguée se relâche et disparaît.

Faisons remarquer aussi, que les ouvrières des sociétés populeuses s'isolent d'elles-mêmes, et sans aucune contrainte, pour devenir des pondeuses.

Ce détachement naturel des ouvrières s'effectue aussi chaque fois que la société devient très dense et confinée à vivre dans une loge où le pouvoir d'attraction de la reine se dilue. Des ouvrières emportent alors une partie du couvain royal et vont s'isoler dans une autre loge pour élever de nouvelles reines qui jouent le rôle de sexuées de remplacement. Entre les deux loges la communication est libre et un seul champ trophique les réunit.

Notons le bourgeonnement naturel de la colonie provoqué par la surpopulation; ce «bourgeon» forme des reines selon un phénomène de régulation sociale bien efficace. La disparition de la reine initiale n'est pas obligatoire et définitive: les ouvrières, éleveuses de nouvelles reines, peuvent revenir, lorsque leur tâche a été accomplie, à la colonie souche. Nous pensons que c'est la première fois que cette précision est donnée chez les Fourmis.

Outre l'absence de la reine, d'autres conditions sont exigées pour assister à la formation de nouvelles reines, entre autres citons:

— ouvrières nombreuses et n'ayant pas à s'occuper de leur propre couvain, de ce fait elles sont reposées et s'adonnent entièrement à l'élevage des larves;
— les larves doivent être du deuxième stade, tout au plus; ce stade est en mesure de s'orienter indifféremment et

selon les soins reçus vers l'état imaginal de la caste ouvrière ou de la caste royale.

— La nourriture doit être variée et suffisante: cette condition est facilitée par le fait que la sexualisation s'effectue aux mois de mai-juin-juillet, alors que l'alimentation est facilement disponible dans la nature.

Nous pouvons donc dire que dans une société à effectif limité vivant dans un espace restreint où l'isolement des ouvrières est irréalisable, la reine exerce un pouvoir inhibiteur double, en empêchant:

— la ponte des ouvrières.

— l'apparition de femelles ailées.

Cette inhibition procède probablement de l'effet de groupe selon la définition qu'en donne GRASSÉ (1967). Les excitations spécifiques, échangées entre la reine et les ouvrières, sont à la base des changements physiologiques et comportementaux, enregistrés chez les fourmis pondeuses ou éleveuses de couvain royal.

Bien que nous n'ayons pas réalisé de recherches poussées sur le rôle des phéromones comme agent de déclenchement de l'inhibition royale, nous pensons que ce sont exclusivement les stimulations sensorielles, d'ordre tactile qui peuvent être considérées comme déterminant le contrôle de la ponte des ouvrières et de la naissance de femelles ailées.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, ERNEST, 1881. Catalogue raisonné des Formicides provenant du voyage en Orient de M. Abeille de Perrin, *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 6(1): 53-78.

ANDRÉ, ERNEST, 1882. Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algérie, les Fourmis 2, Beaune.

ANDREWS, E.A., 1929. Populations of ant mounds. *Quart. Rev. Biol.* 4: 248-257.

AUTORI, M., 1956. La fondation des sociétés chez les Fourmis champignonistes du genre *Atta*. Colloque: *L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme*, Paris, p. 77-104.

BARONI-URBANI, C. et SOULIÉ, J. 1962. Monogynie chez la fourmi *Cremastogaster scutellaris*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 97: 29-34.

BARONI-URBANI, C., 1968. Fauna mirmecologica delle Isole Maltesi ed il suo significato ecologico e biogeografico. *Ann. Mus. Civ. St. nat. Genova* 77: 408-559.

BAZIRE - BENAZET, M., 1957. Sur la formation de l'œuf alimentaire chez *Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908 (Hym. Form.). *C.R. Acad. Sci. Paris* (244): 1277-1280.

BENOIS, A., 1969. Étude morphologique et éthologique de *Camponotus vagus* Scop. (*pubescens* Fab.) (Hym. Formicoidea, Formicidae), *Thèse 3e cycle. Toulouse*, 280 p.

BERNARD, F., 1951 a. Superfamille des Formicoïdea, in GRASSÉ, *Traité de zoologie* 10, fasc. 2, pp. 997-1120.

BERNARD, F., 1951 b. Adaptations au milieu chez les fourmis sahariennes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* 86 (1-2): 88-96.

BERNARD, F., 1958. Résultats de la concurrence naturelle chez les Fourmis terricoles de France et de l'Afrique du Nord. Évaluation numérique des sociétés dominantes. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr.* N. 49: 302-356.

BERNARD, F., 1961. Biotopes habituels des Fourmis sahariennes de plaine d'après l'abondance de leurs nids en 60 stations très diverses. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr.* N. 52: 21-40.

BERNARD, F., 1964. Recherches écologiques sur les fourmis de sables sahariennes. *Rév. écol. biol. sol* 1,4: 615-638.

BERNARD, F., 1965. Fourmis récoltées par J. Mateau dans l'Ennedi. *Bull. IFAN., 27 sér. A, 1*: 307-311.

BERNARD, F., 1968. Les Fourmis d'Europe occidentale et septentrionale. *Faune de l'Europe et du Bassin Méditerranéen,* N° 3. Masson et Cie, Paris. 411 pp.

BERNARD, F., et CAGNIANT H., 1962. Capture au Hoggar de trois *Acantholepis* nouveaux pour ce massif avec observations sur leurs modes de vie. *Bull. Soc. Ent. France* 67: 161-164.

BIER, K., 1952. Zur scheinbaren Thelytokie der Ameisengattung *Lasius. Naturwissenschaften,* 39 (18): 433.

BIER. K., 1953. Beziehungen zwischen Nährzellkerngrösse und Ausbildung ribonukleinsäurehaltiger in den Oocyten von *Formica rufa rufo-pratensis minor* Gösswald. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Freiburg,* 1952: 369-374.

BIER, K., 1954 a. Uber den Saison dimorphismus der Oogenese von *Fornica rufa rufo-pratensis minor* (Gösswald und dessen Bedentung für die Kastendetermination. *Biologisches Zentralblatt* 73(3-4): 170-190.

BIER, K., 1954 b. Uber den Einfluss der Königin auf die Arbeiterinnenfertilität in Ameisenstaat. *Insectes soc.* 1 (1): 7-19.

BIER, K., 1956. Arbeiterinnenfertilität und Aufzucht von Geschlechtstizren als Regulation sleistung des Ameisenstaates. *Insectes soc.* 3 (1): 177-184.

BIER, K., 1958. Die Regulation der Sexualität in dem Insektenstaaten. *Ergebn. Biol.* 20: 97-126.

BODENHEIMER, F.S., 1935. Animal life in Palestine, p. 70-71 et p. 259-264.

BODENHEIMER, F.S., 1937. Population problems of social insects, *Biol. Rev.* 12: 393-430.

BODENHEIMER, F.S. et SCHENKIN, D. 1928. Uber die Vorzugstemperatur einiger Insecten. *Z. vergl. Physiol.* 8, p. 1-15.

BONTPART, H. 1964. Recherches préliminaires sur la biologie de *Pheidole pallidula* Nyl. *Thèse 3e cycle,* Fac. Sc. Toulouse.

BRIAN, M.V., 1950. The stable winter population structure in species of *Myrmica. Journ. Anim. Ecol.* 19: 119-123.

BRIAN, M.V., 1951. Summer population changes of the ant *Myrmica. Physiol. comp. et oecol.* 2: 248-262.

BRIAN, M.V., 1953 a. Oviposition by workers of the ant *Myrmica. Physiol. comp. et oecol.* 3: 25-36.

BRIAN, M.V., 1953 b. Brood rearing in relation to worker number in the ant *Myrmica. Physiol. Zöol.* 26: 355-366.

BRIAN, M.V., 1954. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queen and males. *Insectes. Soc.* 1: 101-122.

BRIAN, M.V., 1955 a. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 2. The growth of workers and intercastes. *Insectes Soc.* 2: 1-34.

BRIAN, M.V., 1955 b. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 3. Larval dormancy, winter size and vernalisation. *Insectes Soc.* 2: 85-114.

BRIAN, M.V., 1956. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 4. Controlled larval nutrition. *Insectes Soc.* 3: 369-394.

BRIAN, M.V., 1957. Caste determination in social insectes. *A. Rev. Ent. 2:* 107-120.

BRIAN, M.V., 1962. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 5: Social conditions affecting early larval differenciation. *Insectes Soc.* 9: 295-310.

BRIAN, M.V., 1963. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 6. Factors influencing the course of female development in the early third instar. *Insectes Soc.* 10: 91-102.

BRIAN, M.V., 1965 a. Social insect populations. *Academic press, London,* 135 p.

BRIAN, M.V., 1965 b. Caste differenciation in social insects. *Symp. Zool. Soc., London* 14: 13-38.

BRIAN, M.V., 1965 c. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 8. Larval developmental sequences. *Insectes Soc.* 12: 347-362.

BRIAN, M.V., 1967. Regulation of sexual production in an ant society. *Coll. Int. CNRS,* 173: 61-76.

BRIAN, M.V., et BRIAN, A.D., 1951. Insolation and ant population in the west of Scotland. *Trans. R. ent. Soc., London,* 102: 303-330.

BRIAN, M.V., et HIBBLE, J., 1964. Studies of caste differenciation in *Myrmica rubra* L. 7. Caste bias, queen age and influence. *Insectes soc.* 11 (3): 223-238.

BUSCHINGER, A., 1967. Verbreitung und Auswirkungen von Mono und Polygynie bei Arten dern Gattung *Leptothorax* Mayr. *(Hym. Form.) Inaugural - Dissertation,* Würzburg, 115 p., 10 fig.

BUTLER, C.G., 1965. Die wirkungvon Königinnen — Extrakten vers chiedener sozialer Insekten auf die Aufzucht von Königinnen und die Entwicklung der ovarien von Arbeiterinnen der Honigbienne. *Z. Bienenforsch* 8: 143-147.

CAGNIANT, H., 1973. Les peuplements de Fourmis des forêts algériennes. Écologie, Biocénotique, Essai biologique. *Thèse Doct. Sc. Nat. Toulouse,* 464 pp.

CAGNIANT, H. et LEDOUX, A., 1974. Nouvelle description d'*Aphaenogaster senilis* sur des exemplaires de la région de Banyuls-sur-mer (P-O.) France. *Vie et Milieu* 24 (1): 97-110.

CHAUVIN, R., 1952. Méthodes de mesures physiques et méthodes de prélèvement en écologie entomologique. *Colloque int. CNRS, 33, Écologie:* 153-162.

CHAUVIN, R., 1956. Physiologie de l'insecte, 1-917.

COLLINGWOOD, C.A., 1961. Formicidae (Insecta) from Afghanistan. *Vidensk. Medd. Dansk. natur. Foren.* 123: 51-79.

COLLINGWOOD, C.A., 1963. Notes on some south European and Mediterranean Ants. *Entomologist's Read,* 75: 114-119.

COLLINGWOOD, C.A., et SATCHELL, J.E., 1956. The ants of the south Lake District. *J. Soc. Brit. Entom.* 5, 5: 159-164.

COLOMBEL, P., 1970. Recherches sur la biologie et l'éthologie d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Formicoïdea, Poneridae). Biologie des reines. *Insectes soc.* 17: 199-204.

COLOMBEL, P., 1974. L'élevage artificiel du couvain d'*Odontomachus haematodes* L. (Hym. Form. Ponerinae) et la différenciation trophogénique des ouvrières et des reines. *C.R. Acad. Sc. Paris* 279: 489-491.

COOK, S.F. et SCOTT, K.G., 1933. The nutritional requirements of *Zooternopsis (Termopsis) angusticollis. Jour. Cell. Comp. Phys.* 4 (1): 95-110.

DARCHEN, R. et LENSKY, J., 1963. Quelques problèmes soulevés par la création de sociétés polygynes d'abeilles. *Insectes soc.* 10 (4): 337-357.

DELAGE, B., 1967. Biologie et écologie des Fourmis moissonneuses du Bassin Aquitain. *Thèse, Paris, Arch. orig. Centre Doc. CNRS,* 1504.

DELEURANCE, E.P., 1950. Sur le mécanisme de la monogynie fonctionnelle chez les Polistes. *Comp. Ren. Acad. Sc. Paris* 230 (8): 782-784.

DELEURANCE, E.P., 1952. Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Guêpes. *Colloques Internationaux du CNRS,* Paris 1950, N° 34: 141-155.

DÉLYE, G., 1960. Fourmis du Tassili des Ajjer. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr.* N. 51: 259-272.

DÉLYE, G., 1968. Recherches sur l'écologie la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara. *Thèse doc. Sc. Univ. d'Aix-Marseille.* 176 pp.

DONISTHORPE, H., 1950. The ants of Turkey. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (12) 3: 1057-1067.

EBERHARD, M.J.W., 1969. The social biology of *Polistine wasps. Misc. Pub. Mus. Zool. Univ. Michigan,* 140: 1-101.

EMERSON, A.E., 1939. Social coordination and the super-organisme. *Amer. Mid. Nat.,* 21: 182-209.

EMERSON, A.E., 1939. Population of social insects. *Ecological Monographs,* p (3): 287-300.

EMERY, C., 1912. Formicidae: Dorylinae, Ponerinae, Dolichoderinae, Myrmicinae, Formicinae. In P. Wytsman, *Genera Insectorum,* fasc. 137.

EZHIKOV, T., 1934. Individual variability and dimorphisme of social insects. *Am. Nat.*, 68 (717): 333-344.

FENTON, F.A., 1952. Field crop insects. *Nacmillan Co N.Y.*, pp. 405.

FIELDE, A.M., 1904. Power of recognition among ants. *Biol. Bull.* 7: 227-250.

FOREL, A., 1913. Fourmis de la faune méditerranéenne récoltées par M.M.U et J. Sahlberg. *Rev. Suis. Zool.* 13 (21): 427-438.

FOREL, A., 1928. The social world of the ants compared with that of man. 2 vol. *G.P. Putnam's Sons, Ltd. London* 14, pp. 551, 20, pp. 445.

FREELAND, J., 1958. Biological and social patterns in the Australian bulldog ants of the genus *Myrmecia. Australian Jour. Zool.* 6 (1): 1-18.

FYG, W., 1950. Beobachtungen über die wirkungen der Kohlensaure Narkose auf Arbeitsbienen. *Schweiz. Bienenstg.* 4: 182.

GERVET, J., 1962. Étude de l'effet de groupe sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus. Insectes soc.* 9 (3): 231-263.

GERVET, J., 1964. Le comportement d'oophagie différentielle chez *Polistes gallicus* L. (Hymen. Vesp). *Insectes soc.* 11 (4): 343-382.

GEZE, B., 1956. Carte de reconnaissance des Sols du Liban. *Ministère de l'Agriculture,* Beyrouth 1956.

GOETSCH, W., 1937. Die Entstehung der «Soldaten» im Ameisenstaat. *Naturwissenschaften* 25: 803-808.

GOETSCH, W., 1939. Die staaten argentinischer Blattshneiden Ameissen. *Zoologica Stuttgart* 96: 1-105.

GOETSCH, W., 1959. La cité des Fourmis. *Hachette,* Paris (traduction française de Die Staaten der Ameisen).

GOSSWALD, K., et BIER, K., 1953 a. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica. Naturwissenschaften* 40: 38-39.

GOSSWALD, K., et BIER, K., 1953 b. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica.* 2. Die Aufoucht von Geschlechstieren bei *F. rufa pratensis* Retz. *Zool. Anz.*, 151: 126-134.

GOSSWALD, K., et BIER, K., 1954 a. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica.* 3. Die Kastendetermination von *Formica rufa pratensis minor* Göss. *Insectes soc.* 1: 229-246.

GOSSWALD, K., et BIER, K., 1954 b. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica.* 4. Physiologische Weisellosigkeit als Varaussetzung der Aufzucht von Geschlechstiesen in Polygynen Volk. *Insectes soc.* 1: 305-318.

GOSSWALD, K., et BIER, K., 1955. Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses durch Temperatureinwirkung bei *Formica rufa. Naturwissenschaften* 42 (5): 133-134.

GOSSWALD, K., et BIER, K., 1957. Untersuchungen zur Kastendetermination in der Gattung *Formica.* 5. Der Einfluss der Temperaturauf

die Eiblag und Geschlechts bestimmung. *Insectes soc.* 4 (4): 335-348.

GRASSÉ P.-P., 1946. Sociétés animales et effet de groupe *Experienta,* 2: 77-89.

GRASSÉ P.-P., 1952. L'effet de groupe chez les insectes. *Bull. Ins. Soc.* 1: 32-43.

GRASSÉ P.-P., 1958. L'effet de groupe sur l'animal et sur l'homme. *Jour. Psychol. norm. path.:* 129-150.

GRASSÉ P.-P., 1964. L'aspect biologique des phénomènes sociaux. *Vie et Milieu,* suppl. 17: 11-23.

GRASSÉ P.-P., 1967. L'effet de groupe, définition et limites. *Coll. int. CNRS* 173: 9-14.

HALL, D.W. et SMITH, I.C., 1953. A typical forms of the wingless worker and the winged female in *Monomorieum pharaonis* (L) (Hym. Form.). *Évolution* 7: 127-135.

HEADLEY, A.E., 1949. A population study of the ant *Aphaenogaster fulva ssp. aquia Buckley* (Hym. Form.). *Ann. Ent. Soc. Am.* 36 (4): 743-753.

HENDEE, E., 1934. The role of fungi in the diet of termites. *Science* 80: 316.

HERTZER, L., 1930. Response of the argentine ant to external conditions. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 23: 597-600.

HOLLDOBLER, B., 1961. Temperaturunabhängige rhytmische Erscheinungen bei Rossameisenkolonier (*Camponotus ligniperda* Latr. und *Camponotus herculeanus* L.) (Hym. Form.). *Insectes soc.* 8: 13-22.

HOLMQUIST, A.M., 1928. Notes on the life history and habits of the mound building ant *Formica ulkei* Emery. *Ecology* 9: 70-87.

HUBER, P., 1810. *Les Fourmis undigènes.* Genève.

JACKSON, W.B., 1957. Microclimate patterns in the army ant bivouac. *Ecology* 38: 276-285.

JACOBSON, M., 1963. Recent progress in the Chemistry of insect sex attractants. *Adv. chem. Sec. U.S.A.* 41: 1-10.

JACOBSON, M., 1965. Insect sex attractants. *Intersc. publ.* (1, 154).

JANET, C., 1906. Résorption des muscles alaires chez les reines. *C.R. Acad. Sc. Paris* 142: 1095-1097.

JANET, C., 1907. *Ibid. C.R. Acad. Sc. Paris* 144, 393-396, 1070-1073.

KAISSLING, K.B. et RENNER, M., 1968. Antennale Rezptoren für "Queen substance" und Sterzelduft bei der Honigbeinne. *Z. vergl. Physiol.* 59: 357-361.

KANNOWSKI, P.B., 1967. Colony populations of two species of *Dolichoderus. Ann. Ent. Soc. Am.* 60 (6): 1246-1252.

KUZNETZOV-UGAMSKY, N.N., 1929. Die Gattung *Acantholepis* in Turkestan. *Zool. Anz (Wasmann Festbd):* 477-492, 14 fig.

LEDOUX A., 1949. Le cycle évolutif de la fourmi fileuse *(Oecophylla longinoda). C.R. Acad. Sc. Paris* 229 (3), pp. 246-248.

LEDOUX A., 1950. Étude du comportement et de la biologie de la fourmi fileuse *Oecophylla longinoda. Ann. des Sc. Nat., Zool.* 11e série (XII), 1950: 312-461.

LEDOUX A.,, 1952. Recherche préliminaire sur quelques points de la biologie d'*Odontomachus assiniensis* Latr. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 14 (11): 231-248.

LEDOUX A., 1967. Action de la température sur l'activité d'*Aphaenogaster senilis. Insectes Soc.* 14 (2): 131-156.

LE MASNE, G., 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, t. 15: 1-56.

LEWONTIN, R.C., 1956. Selection for colonizing ability. In H.G. Barker et G.L. Stbbins, *The genetics of colonizing species. Academic Press, Inc. N.Y.*, pp. 79-94.

LUSCHER, M., 1952. New evidence for an ectohormonal control of caste determination in termites. *Trans. 9th Int. Cong. Ent. Amsterdam 1951*, 1: 289-294.

MAMSCH, E., 1965. Regulation der Fruchtbarkeit von Ameiserarbeiterinnen ohne Königin und ohn «Königinsubstanz». *Naturwissenschaften* 52: 168-169.

MAMSCH, E., 1967. Quantitative Untersuchungen zur Regulation der Fertilität in Ameisenstaat durch Arbeiterinnen, Larven un Königin. *Z. vergl. Physiol.* 55: 1-25.

MENOZZI, C., 1933. Le Formiche della Palestina. *Mem. Soc. Ent. Ital.* 12: 49-113.

MEUDEC M., 1973. Cycle biologique de *Tapinoma erraticum* (Form. Dolichoderinae). *Ann. Soc. Ent. Fr. (N.S.).* 9 (2): 381-389.

MEYER, 1927. Die Ennährung der Mutterameise und ihrer Brut während der Solitären Koloniegründung. *Biol. Zent.* 47: 264-307.

MICHENER, C.D., 1964. Reproductive efficiency in relation to colony size in hymenopterous societies. *Insectes soc.* 11: 317-341.

NOIROT C., et NOIROT-TIMOTHÉE, C., 1962. Construction et reconstruction du nid chez *Cubitermes fuginfaber*. Sj. *4e Congr. UIEIS, Pavia*, pp. 180-188.

OTTO, D., 1960. Zur Erscheinung der Arbeiterinnenfertilität und Parthenogenese bei der Kahlrückigen Roten Waldameise *(Formica polyctena* Först.), (Hym.). *Deuts. Ent. Zeits.* (n.f.), (7 (1-2): 1-9.

PARDI, L., 1948. Beobachtungen über das Interindividuelle verhalten bei *Polistes gallicus* (Untersuchungen über die Polistini, No 10). *Behaviour* 1 (2): 138-172.

PASSERA, L., 1963 a. Le cycle évolutif de la Fourmi . *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes soc.* 10: 59-70.

PASSERA, L., 1963 b. Les relations sociales chez la Fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes soc.* 10: 103-110.

PASSERA, L., 1968. Les stades larvaires de la caste ouvrière chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 93: 357-365.

PASSERA, L., 1969 a. Biologie de la reproduction chez *Plagiolepis pygmaea* Lat. et ses deux parasites sociaux *P. grassei* Le Masne et Passera et *Plagiolepis xene* St. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 12e S., t. 11: 327-482.

PASSERA, L., 1969 b. Contribution à l'étude du déterminisme de la caste chez une Fourmi: *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Proc. VI Congr. IUSSI, Bern:* 233-238.

PASSERA, L., 1972. Étude de quelques facteurs réglant la fécondité des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes soc.* 14, no 4: 369-388.

PEACOCK, A.D., et BAXTER, A.T., 1950. Studies in pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* L. 3 Life history. *Entomologist's Monthly Magazine* 86: 171-178.

PEACOCK, A.D., SMITH, I.C., HALL, D.W. et BAXTER, A.T., 1954. Studies in Pharaoh's ant *Monomorium pharaonis* (L). B. Male production by parthenogenesis. *Entomologist's Monthly Magazine* 90: 154-158.

PEAKIN, G.J., 1965. Proc. 12th Int. Congr. Ent. London: 303.

PISARSKI, B., 1967. Fourmis d'Afghanistan récoltées par le Dr. Lindberg. *Ann. Zoologici, Polska Akad. Nauk.* 24: 375-425.

PLATEAUX, L., 1970. Sur le polymorphisme social de la fourmi *Leptothorax nylanderi* Förster. *Ann. Sc. Nat. Zool.* 12e, S., t. 12, pp. 373-478, 1971. Idem. *Ann. Sc. Nat. Zool.* (12e), t. 13: 1-90.

POLDI, B., 1963. Studi nilla fondazione dei nidi nei formicidi. I. *Tetramorium caespitum* L. *IVe Congr. UIEIS Pavia:* 132-199.

POLDI, B., 1965. Études sur la fondation des nids chez les Fourmis. III. Élevage artificiel d'une larve de *Tetramorium caespitum. Ve Congr. UIEIS, Toulouse:* 323-329.

POLDI, B., 1970. Étude sur la fondation des nids chez les fourmis. IV. *Plagiolepis pygmaea* Latr. *Insectes soc.*

RAIGNER, A. et BOVEN, van J., 1955. Étude taxonomique, biologique et biométrique des *Dorylus* du sous-genre *Anomma* (Hym. For.). *Ann. Mus. r. congo-belge.* sér. 4, Sci. Zool. 2: 1-359.

RIBBANDS, C.R., 1949. The foraging method of individual honey-bees. *J. Anim. Ecol.* 18: 47-66.

RICHARDS, O.W. et RICHARDS, J.M., 1951. Observations on the social wasps of South America (Hym. Vesp.). *Trans. Roy. Ent. Soc. London* 102 (1): 1-170.

SAKAGAMI, S.F., 1959. Some interspecific relations between Japanese and European honey-bees. *J. Anim. Ecol.* 28: 51-68.

SAKAGAMI, S.F. et FUKUSHIMA, K., 1957. Reciprocal thieving found in *Polistes fedwigae* Dalla Torre (Hymenoptera, Vespidae). *Journal of the Kansas Ent. Soc.* 30 (4): 140.

SANTSCHI, F., 1917. *Acantholepis frauenfeldi* May. et ses variétés. *Bull. Soc. Hist. Nat. Af. Nord:* 42-48.

SCHNEIRLA, T.C., 1949. Army ant Life and behaviour under dry-season conditions. 3. The course of reproduction and colony behaviour. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 94: 1-81.

SCHNEIRLA, T.C., 1963. The behaviour and biology of certain nearctic army ants: springtime resurgence of cyclic function — south eastern Arizona. *Anim. Behav.* 9: 583-595.

SCHNEIRLA, T.C., et BROWN, R.Z., 1952. Sexual broods and the production of young queens in two species of army ants. *Zoologica* 37: 5-32.

SOULIÉ, J., 1955. Action des facteurs du milieu sur le déclenchement et la rupture de l'état d'hibernation chez *Crematogaster scutellaris*. *C.R. Séances Soc. Biol.* 149: 806.

SOULIÉ, J., 1960. La «sociabilité» des *Crematogaster*. *Insectes soc.* 7 (4): 370-376.

SOULIÉ, J., 1962. La fondation et le développement des colonies chez quelques espèces de fourmis du genre *Crematogaster*. *Insectes soc.* 9 (2): 181-195.

STARY, P., 1969. Aphid-ant parasite relationship in Iraq. *Insectes soc.*, 16: 269-278.

STUMPER, R., 1962. Sur un effet de groupe chez les femelles de *Camponotus vagus* (Scopoli). *Insectes soc.* (9): 329-333.

SUDD, J.H., 1967. An introduction to the behavior of ants. *St. Martin's Press N.Y.*, 200 pp.

TALBOT, M., 1943. Population studies of the ant, *Prenolepis imparis* Say. *Ecology* 24 (1): 31-44.

TALBOT, M., 1951. Populations and hibernating conditions of the ant *Aphaenogaster (Attomyrma) rudis* Emery (Hym. Form.). *Ann. Ent. Soc. Am.* 44 (3): 302-307.

TERRON, G., 1970. Recherches morphologiques et biologiques sur *Tetraponera anthracina* Santschi et sur son parasite social temporaire *Tetraponera ledouxi* Terron (Hym. Form. Promyrmicinae). *Thèse Doctorat d'État, Toulouse.* 283 p.

TOHMÉ, G. 1969 a. Répartition géographique des fourmis du Liban. *Thèse université de Toulouse.* 77 p.

TOHMÉ, G., 1969 b. Essaimage et premier stade du développement de *Messor ebeninus* Forel. *Proc. VI^e Congr. IUSSI, Bern.*, p. 287-293.

TOHMÉ, G., 1972 a. Écologie, biologie de la reproduction et éthologie de Messor ebeninus. *Thèse Doctorat d'État, Sc. Nat. Toulouse,* 336 p.

TOHMÉ, G., 1972 b. Le nid et le comportement de construction de la fourmi *Messor ebeninus*. *Ins. Soc.* 19 (2), pp. 95-103.

TOHMÉ, H., et TOHMÉ, G., 1973. Contribution à l'étude écologique et biologique de la fourmi *Acantholepis frauenfeldi* Mayr. *Proc. VII Congr. IUSSI, London,* 385-389.

TOHMÉ, H., et TOHMÉ, G., 1975 a. Possibilités de fondation d'une société par trois modes différents chez la Fourmi *Acantholepis frauenfeldi* Mayr. *C.R. Acad. Sc. Paris* 280: 49-51.

TOHMÉ, H., et TOHMÉ, G., 1975 b. Essaimage et fondation de la société chez la fourmi *Acantholepis frauenfeldi,* Mayr. *Ins. soc.* 22 (1°): 103-112.

TOHMÉ, H., et TOHMÉ, G., 1975 c. Description des castes *d'Acantholepis frauenfeldi* et des différents stades larvaires. *Bull. Soc. ent. Egypte,* t. 59: 131-141.

TOROSSIAN, Cl., 1966. Recherches sur la biologie et l'ethologie de *Dolichoderus quadripunctatus L.* Thèse doctorat d'État, Fac. Sci. Toulouse, p. 1-276. *Arch. origi., Centre Doc. CNRS,* 1654.

TOROSSIAN, Cl., 1967. Recherches sur la biologie de *Dolichoderus quadripunctatus* (1. Étude des populations dans leur milieu naturel). *Insectes soc.* 14 (2): 105-122.

TOROSSIAN, Cl., 1968. Recherches sur la biologie et l'éthologie de *Dolichoderus quadripunctatus.* V. Les caractères de la ponte des ouvrières. *Ins. Soc.* 15, n° 1: 51-72.

TOROSSIAN, Cl., et CAUSSE, R., 1967. Étude expérimentale de la levée de l'inhibition de la ponte des ouvrières de la Fourmi *Dolichoderus quadripunctatus* élevées en présence de reines ayant subit une forte irradiation Y. *C.R. Acad. Sc. Paris* 264: 2789-2792.

WALOFF, N., 1957. The effect of the number of queens of the ant *Lasius flavus* (Fab.) (Hym. Form.) on their survival and on the rate of development of the first brood. *Insectes soc.* 4 (4): 391-408.

WALOFF, N., et BLACKITH, R.E., 1962. The growth and distribution of the mounds of *Lasius flavius* Fabr. in Silwood Park, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 31: 421-437.

WAY, M.J., 1953. The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus sp. Bull. ent. Res.* 44: 669-691.

WEBER, N.A., 1952. Observations on Baghdad Ants. *College of Arts and Science, Baghdad,* n° 1, p. 1-29.

WEESNER, F.M., 1960. Evolution and biology of the termites. *Ann. Rev. Entom.* 5: 153-170.

WEIR, J.S., 1957. Effect of anaesthetics on workers of the ant. *Myrmica. J. Exp. Biol.* 34: 464-468.

WEIR, J.S., 1959. Egg masses and early larval growth in *Myrmica. Insectes soc.* 6 (2): 187-201.

WESSON, L., 1940. Observations on *Leptothorax duloticus*. *Bull. Entom. Soc. Brooklyn* 35: 73-83.

WHEELER, W.M., 1910. Ants, their structure, development and behavior. *Columbia U.P. New-York, 3d* printing 1960.

WHEELER, W.M., 1926. Les sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution. *Doin,* 468 pp.

WILSON, E.O., 1959. Source and possible nature of the oder trail of fire ants. *Science* 129: 643-644.

WILSON, E.O., 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith).
1. The organisation of mass-foraging. 2. An information analysis of the odour trail. 3. The experimental induction of social responses. *Animal Behaviour* 10 (1-2): 134-164.

WILSON, E.O., 1963. The social biology of ants. *Ann. Rev. Ent.* 8, p. 345-368.

WILSON, E.O., 1965. Chemical communication in the social insect. *Science* 149: 1064-1071.

WILSON, E.O., 1966. Behavior of social insects. *Symposium of the Roy. Ent. Soc. of London* 3: 81-96.

WILSON, E.O., 1971. The Insects Societies. *The Belknap Press of Harvard Univ. Cambridge Mass.:* 1-548.

TABLE DES MATIÈRES

page

SUMMARY 7

INTRODUCTION 9

PREMIÈRE PARTIE: ÉCOLOGIE

Chapitre I: Répartition géographique 13
Chapitre II: Le macroclimat et la nature du biotope étudié 19
Chapitre III: Étude de la structure du nid au cours de l'année 27

DEUXIÈME PARTIE: LA BIOLOGIE

Chapitre IV: Cycle biologique annuel 39
Chapitre V: Biologie de la femelle isolée 49
Chapitre VI: Biologie de la société 83
Chapitre VII: Diapause ou quiescence 101
Chapitre VIII: Biologie des ouvrières orphelines 123
Chapitre IX: Déterminisme d'apparition des castes 157

CONCLUSIONS GÉNÉRALES 179

BIBLIOGRAPHIE 185

ACHEVÉ D'IMPRIMER
SUR LES PRESSES
DE L'IMPRIMERIE CATHOLIQUE
À BEYROUTH
LE TRENTE JANVIER
MIL NEUF CENT QUATRE-VINGT ET UN